P2 260 C1
2e ex

ISBN 2-85653-100-8

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie
TOME 113

Christiane BAYSSADE-DUFOUR

L'APPAREIL SENSORIEL DES CERCAIRES ET LA SYSTÉMATIQUE DES TRÉMATODES DIGÉNÉTIQUES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)

1979

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

Source : MNHN, Paris

Pr 260 C1

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00132108 9

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie, Tome 113

L'APPAREIL SENSORIEL DES CERCAIRES ET LA SYSTÉMATIQUE DES TRÉMATODES DIGÉNÉTIQUES

par

Christiane BAYSSADE-DUFOUR*

SOMMAIRE

Pages

REMERCIEMENTS 5

I. — INTRODUCTION. 7

Caractères généraux 7

Matériel et Méthodes 7

Manifestations chétotaxiques de l'évolution chez les Trématodes 9

L'appareil ciliaire céphalique 9

L'appareil ciliaire corporel 10

L'appareil ciliaire acétabulaire 11

L'appareil ciliaire caudal 11

II. — ANALYSE CHÉTOTAXIQUE DES CERCAIRES ACTUELLEMENT CONNUES 15

Super-ordre des Anepitheliocystidia 15

— Ordre des Strigeida 15

• Sous-ordre des Bucephalata. 16

• Sous-ordre des Strigeata. 16

• Sous-ordre des Azygiata. 23

• Sous-ordre des Brachylaimata. 23

— Ordre des Echinostomida. 23

• Sous-ordre des Fellodistomata. 23

* Laboratoire de Zoologie (Vers), Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

• Sous-ordre des Echinostomata 24
• Sous-ordre des Paramphistomata 34
Super-ordre des Epitheliocystidia 35
— Ordre des Plagiorchiida 35
• Sous-ordre des Plagiorchiata 35
• Sous-ordre des Allocreadiata 40
— Ordre des Opisthorchiida 51
• Sous-ordre des Opisthorchiata 51
III. — CONFRONTATION DES DONNÉES AVEC LES DIFFÉRENTES CLASSIFICATIONS ACTUELLES : CONCORDANCES OU DISCORDANCES ENTRE LES CARACTÈRES CHÉTOTAXIQUES ET LE SYSTÈME DE CLASSIFICATION DE LA RUE. CLASSIFICATION PROPOSÉE 57
IV. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 71
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 73

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

La plus grande partie de notre travail repose sur l'examen de cercaires déterminées et nous devons, de ce fait, une particulière reconnaissance aux collègues qui nous ont obligeamment confié l'étude de la chétotaxie des cercaires identifiées au cours de leurs travaux expérimentaux : Mme B. Grabda-Kasubska (Varsovie, Pologne), MM. R. Bourgat et S. D. Kulo (Lomé, Togo), M. C. K. Ow-Yang (Kuala-Lumpur, Malaisie) et les chercheurs des écoles de MM. les Professeurs Euzet (Montpellier) et Combes (Perpignan) : MM. C. Maillard, J. Jourdane et H. Nassi.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

I. — INTRODUCTION

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Le travail fondamental de J. Richard, paru en 1971, établit sur des bases solides la valeur systématique et phylogénique de l'appareil sensoriel des cercaires de Trématodes distomiens. Elle donne également une nomenclature des différentes soies sensorielles.

Ce travail a donné lieu à certaines critiques (Sweeting, 1976, Blair, 1977), d'une part sur la valeur des caractères pour la distinction d'espèces proches, d'autre part sur la nomenclature des papilles.

En ce qui concerne la valeur des caractères, nous sommes étonnée que ces auteurs ne puissent distinguer aucune des espèces du sous-genre *Diplostomum* par la chétotaxie, car, dans tous les exemples que nous avons rencontrés, nous constatons des différences chétotaxiques non seulement à l'échelle spécifique, mais même, si l'étude est approfondie, à l'échelle infraspécifique (Ch. Bayssade-Dufour, 1979).

En ce qui concerne la dénomination « papilles », J. Richard n'ignore pas que le nitrate d'argent met en évidence des récepteurs sensoriels de différents types qu'il est possible de bien distinguer par l'étude au microscope à balayage (M. Køie, 1971) ou au microscope électronique (M. Matricon-Gondran, 1971). Cependant, à la simple imprégnation au nitrate d'argent, ces divers récepteurs sont souvent confondus et il faudra un travail approfondi et exclusif sur chaque cercaire pour donner une description précise de tous ces organites. Dans ce travail de systématique générale, nous donnons seulement une description topographique de l'ensemble de la chétotaxie des cercaires.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les principales difficultés rencontrées au cours de ces travaux sont d'ordre technique, car il n'y a pas de méthode uniforme pour mettre en évidence toutes les formations sensorielles.

Les cercaires les plus simples à étudier : celles qui sont transparentes et vivent en eau douce, s'imprègnent bien par la méthode de Chatton et Lwoff, 1930, modifiée par Richard, 1971, et cela permet d'obtenir des préparations permanentes montées dans le baume du Canada.

Les cercaires d'eau douce à corps opaque : cercaires de Paramphistomes, par exemple, nécessitent d'autres techniques : il est nécessaire, d'après Combes, Bayssade-Dufour et Cassone, 1976, de les plonger sans fixation, dans une solution de nitrate d'argent à 5 % (parfois une solution à 1 ou 2 % est préférable), d'exposer au soleil ou aux ultra-violets et de monter dans un mélange de gomme au chloral de Faure et de lactophénol d'Amann (Langeron, 1934). Le lactophénol peut être nécessaire si les cercaires sont très opaques, mais la conservation des préparations est de très courte durée. Le montage dans la gomme au chloral sans lactophénol, qui est possible lorsque les cercaires ne sont pas trop opaques, donne une conservation relativement longue et cette technique est excellente sur le terrain, car elle évite la fixation à l'acide osmique et simplifie au maximum les manipulations.

Les cercaires d'eau saumâtre ou d'eau de mer nécessitent une fixation à l'acide osmique, puis un lavage très soigné à l'eau douce, avant d'être traitées selon la méthode de Chatton et Lwoff, ou selon la méthode de Combes et coll.

Source : MNHN, Paris

Les cercaires qui s'enkystent très rapidement doivent être saisies dès leur émission et plongées immédiatement dans le nitrate d'argent.

Certaines structures et, en particulier, les papilles enfouies en profondeur, doivent être mises en évidence par la méthode de Lynch, 1933, modifiée par J. L. Albaret (communication personnelle) : cercaires plongées dans du nitrate d'argent à 0,5 % à une température de 60°C, puis passage aux ultra-violets et montage dans la gomme au chloral de Faure.

Quelques modifications ont été apportées à ces techniques d'imprégnation argentique pour les adopter aux larves de Monogènes et les résultats obtenus s'avèrent très intéressants pour la phylogenèse de ce groupe (Lambert, 1972 et 1978 ; Combes et Lambert, 1972 et 1975).

Nous conservons le schéma de la cercaire primitive hypothétique de J. Richard, 1971, qui place une soie sensorielle à l'intersection de six axes longitudinaux (deux ventraux, deux latéraux, deux dorsaux) et de cercles concentriques.

La nomenclature proposée par J. Richard est excellente pour permettre une comparaison entre différents groupes de cercaires et elle est donc utilisée dans notre texte : les soies céphaliques sont appelées C, les antéacétabulaires A, paracétabulaires M, postacétabulaires P, acétabulaires S et caudales U. Chez les Echinostomes, les récepteurs à bulbe composé sont appelés R. La seule modification que nous apportons à cette dénomination concerne les soies du stylet. J. Richard les a numérotées en s'appuyant essentiellement sur la place du stylet, mais celui-ci est souvent absent, et nous préférons nommer les soies de cette région en tenant compte de leur situation par rapport aux papilles des cycles céphaliques C ; nous avons appelé H ces soies et convenu d'appeler H_2 ou H_3 les soies qui sont dans le prolongement des cycles C_{II} ou C_{III}, les soies plus latérales s'appelant HL (fig. 1).

Dans notre conception, la cercaire primitive hypothétique n'a pas de papille acétabulaire différenciée ; c'est seulement au cours de l'évolution que les papilles somatiques vont se rassembler, pour former un ou plusieurs cycles acétabulaires.

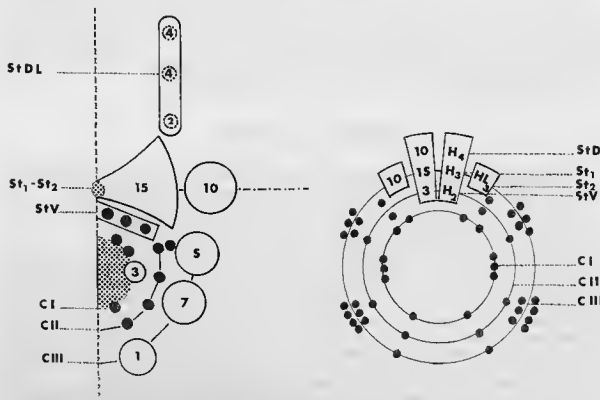


FIG. 1. — Nomenclature des soies céphaliques chez *Astiotrema tananarivense*, à gauche d'après J. Richard, à droite, nomenclature proposée : StV = H2 ; St1 = H3 ; St2 = HL3 ; StDL = H4.

Source : MNHN, Paris

MANIFESTATIONS CHÉTOTAXIQUES DE L'ÉVOLUTION CHEZ LES TRÉMATODES

L'évolution se manifeste par une concentration des papilles autour des zones les plus fonctionnelles. ce qui se traduit :

— par un processus de céphalisation souvent très marqué, en particulier chez plusieurs Echinostomata et Allocercadiata (fig. 12, fig. 24) ;

— par une concentration des papilles sur la face ventrale pour les cercaires qui rampent au lieu de nager (ex. : la cercaire de *Nephrotrema truncatum*) (fig. 25, F) ;

— par une multiplication des soies acétabulaires, lorsque cet organe est très fonctionnel (ex. : les cercaires de Brachylaimoidea, qui se déplacent comme des chenilles arpenteuses) (fig. 7, I) ;

— par une atrophie des papilles caudales chez les cercaires qui ne nagent pas (les cercaires de *Dicrocoelium*) ;

— par une atrophie de plus en plus complète des papilles, lorsque la vie libre des cercaires est réduite ou inexistante (rétraction du corps cercarien dans la chambre caudale, par exemple). Déjà sensible chez les *Gorgodera* (fig. 25-27, D), cette atrophie est presque complète chez les Hémiurides et ces atrophies rendent ces groupes difficilement interprétables par les critères chétotaxiques.

L'appareil ciliaire céphalique (fig. 1).

Les papilles antérieures sont réparties selon des cercles concentriques sur la ventouse orale, ou sur le disque adhésif céphalique (cycles de papilles C de J. Richard). La limite entre les papilles céphaliques et les papilles corporelles antéacétabulaires est fatalement arbitraire et le nombre de cycles reste une appréciation subjective. Nous admettons que toutes les papilles portées sur la ventouse orale des cercaires prosostomes, ou sur le rhynchus des cercaires gastérostomes, sont céphaliques. Nous avons admis qu'il existe cinq cycles dans les groupes les plus complexes.

Le cycle C_I se reconnaît au fait qu'il se trouve, chez les cercaires prosostomes, sur le pourtour de la bouche, parfois même partiellement ou totalement à l'intérieur de la bouche. Chez les cercaires gastérostomes, nous avons, par analogie avec les cercaires prosostomes, appelé C_I le premier cycle céphalique qui possède une symétrie hexaradiée. En effet, le cycle C_I porte le plus souvent six papilles ou six groupes de papilles chez les cercaires proches du type primitif ; sur les autres cycles, la symétrie d'ordre 6 n'apparaît plus, mais le cycle C_{II} demeure facilement reconnaissable, car il forme, le plus souvent, un anneau très régulier. Le cycle C_{III}, et, lorsqu'ils existent, les cycles C_{IV} et C_V, sont beaucoup plus variables et beaucoup plus difficilement identifiables ; le regroupement des papilles en C_{III}, C_{IV}, etc... devient une interprétation personnelle.

Les critères qui nous permettent de juger de l'évolution plus ou moins poussée des groupes envisagés sont les suivants :

a) *Nombre de cycles.*

La disposition rencontrée chez les groupes primitifs est habituellement de trois cycles, mais un quatrième cycle incomplet peut s'observer. A partir de là, l'évolution peut prendre deux orientations différentes : régression totale ou partielle des cycles, ou multiplication du nombre de cycles. Une régression partielle du cycle C_I s'observe chez *Dicrocoelium hospes* (fig. 39) et *Dicrocoelium dendriticum*, une régression totale du C_I s'observe chez les Microphallidae et les Lecithodendriidae (fig. 20, E, F). Une multiplication du nombre des cycles s'observe chez les Fellodistomidae, les Paramphistomidae et les Diplodiscidae (fig. 11-12), soit par dédoublement des papilles céphaliques préexistantes, soit par l'annexion de papilles somatiques par l'appareil ventousaire oral.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

b) *Nombre de papilles.*

Une cercaire, chez laquelle la symétrie hexaradiée s'observe pour chaque cycle, est considérée comme très primitive. Au contraire, est considérée comme très évoluée, une xiphidiocercaire, chez laquelle la région dorso-céphalique est envahie de papilles : soies du stylet de J. Richard (soies H dans notre nomenclature).

L'appareil ciliaire corporel (fig. 2).

Les papilles du corps sont disposées à l'intersection de six axes longitudinaux et de sept commissures transversales dans la cercaire primitive hypothétique de J. Richard. C'est la disposition que l'on rencontre effectivement chez le Bucéphale *Labratrema minimus* (fig. 7-8, A) ; cette disposition est un peu altérée, mais encore très perceptible chez les *Schistosoma* (fig. 7-8, B).

L'imprégnation à la cholinesterase met en évidence, chez les cercaires, les six axes nerveux (Jennings and Le Flore, 1972). Il arrive qu'exceptionnellement ces axes soient visibles à l'imprégnation argentique ; nous avons pu les observer chez la cercaire d'*Haplorchis taichui* (fig. 2).

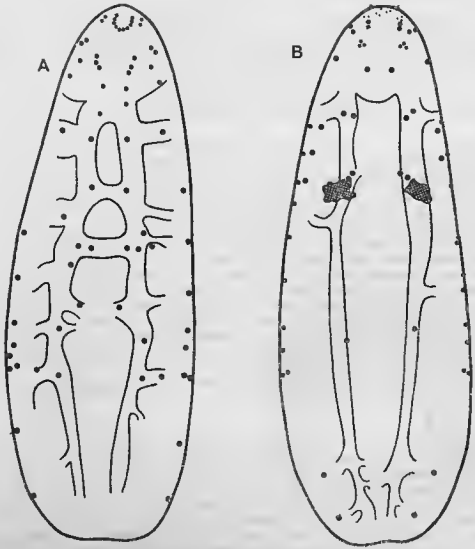


Fig. 2. — Appareil ciliaire corporel, sa relation avec le système nerveux chez *Haplorchis taichui* ; A) vue ventrale, B) vue dorsale.

Source : MNHN, Paris

L'évolution peut se faire soit par disparition, soit par multiplication des files longitudinales de papilles. La régression des papilles dorsales est très nette chez les Diplostomidae (fig. 8, F) et les Strigeidae (fig. 8, E) ; chez les Clinostomidae, la régression touche quatre axes de papilles : deux axes dorsaux et deux axes ventraux ; il ne reste, bien développés, que deux axes de papilles latérales (fig. 7-8, G).

Lorsqu'il y a multiplication des files de papilles, on rencontre des cercaires possédant 8 axes (Acanthostomidae) (fig. 32, B ; 34, B), 10 axes (Fellodistomidae) (fig. 13, 15, B), 12 axes chez la cercaire rhodométope *Cercaria doricha pigmentata* (fig. 25-27, C), ou des cercaires dont tout le corps est envahi de papilles, comme *Himasthla* sp. 1 Richard, 1971 (fig. 13, 15 ,E), ou *Diplodiscus fischthalicus*.

Il est fréquent que, dans le même temps, le nombre de commissures transversales s'élève, et nous observons que la cercaire de *Bacciger* sp. (Fellodistomidae) porte dix commissures transversales : 5 antéacétabulaires, 1 paracétabulaire et 4 postacétabulaires (fig. 13, 15, B).

L'appareil ciliaire acétabulaire (fig. 3-4).

Nous admettons qu'à l'origine l'acétabulum est nu ; avec l'évolution, l'acétabulum tendrait à capter les papilles corporelles qui sont situées à son voisinage ; les premières papilles acétabulaires seraient en nombre pair et seraient les homologues des papilles ventrales M du corps ; ces papilles initialement situées de part et d'autre du plan de symétrie bilatérale de l'acétabulum, se disposeraient secondairement en cercle ; l'apparition de papilles impaires acétabulaires sur l'axe médio-ventral constituerait l'étape ultérieure de l'évolution. Un acétabulum à deux cycles nous paraît plus évolué qu'un acétabulum à un cycle. Ce deuxième cycle pourrait provenir du dédoublement des papilles du premier cycle, lorsque les papilles S_I et S_{II} sont en nombre identique et portées sur les mêmes rayons (ex. : Gymnophallidae) (fig. 13, A). Dans d'autres cas, au contraire, il pourrait y avoir une nouvelle capture de papilles somatiques par l'acétabulum ; par exemple, chez *Opisthioglyphe rastellus* ou *Renicola roscovita*, qui ont un cycle interne de 9 papilles et un cycle externe de 6 papilles. Le devenir de ce deuxième cycle serait le même que celui du premier, et ses papilles, initialement disposées de part et d'autre du plan de symétrie bilatérale, coloniseraient toute la ventouse au point que certaines fusionneraient sur l'axe médioventral de l'acétabulum. Chez un acétabulum très chargé en papilles, le premier cycle tendrait à s'invaginer ; ce cas est réalisé chez la cercaire de *Lepocreadium album* (fig. 26, K).

Appareil ciliaire caudal (fig. 5).

Selon J. Richard, la queue de la cercaire primitive porte six axes nerveux longitudinaux, une dizaine de commissures transversales et une papille à l'intersection des axes avec les commissures. Il y a donc environ 60 papilles par tronc caudal auxquelles s'ajoutent les papilles des furcas.

Chez les Bucéphales, la queue porte un nombre très élevé de papilles ; il s'agit très vraisemblablement d'une hypercévolution accompagnant une hyperspécialisation du fourchon caudal.

Ribeiroia marini, porte huit axes de papilles : il y a eu vraisemblablement dédoublement de files longitudinales.

Cependant, en règle générale, la queue se raccourcit, le nombre des commissures transversales régresse et le nombre d'axes longitudinaux diminue.

Ainsi, les Schistosomatidae ont une dizaine de commissures, les Bilharziellidae, deux à cinq, les Lecithodendriidae, une seule.

Le nombre d'axes de papilles caudales nous fournira un élément simple et très utile pour caractériser de nombreux taxa.

Source : MNHN, Paris

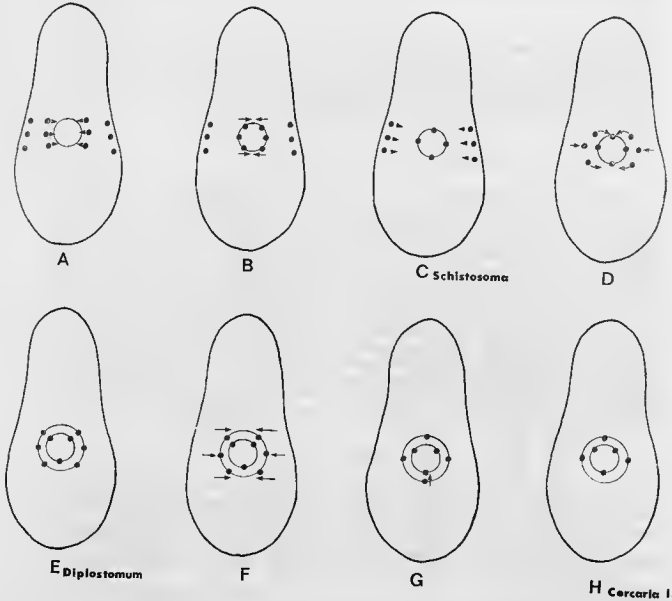


FIG. 3. — Évolution de l'appareil ciliaire acétabulaire chez les Strigeida.

Source : MNHN, Paris

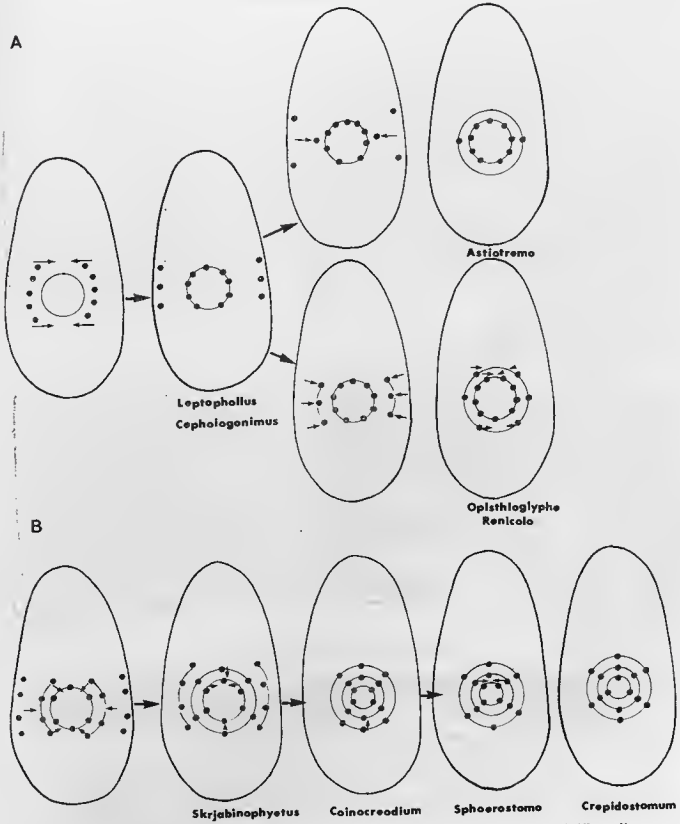


Fig. 4. — Évolution de l'appareil ciliaire acétabulaire chez les Plagiorchiida. A) Plagiorchiata. B) Allocreadiata.

Source : MNHN, Paris

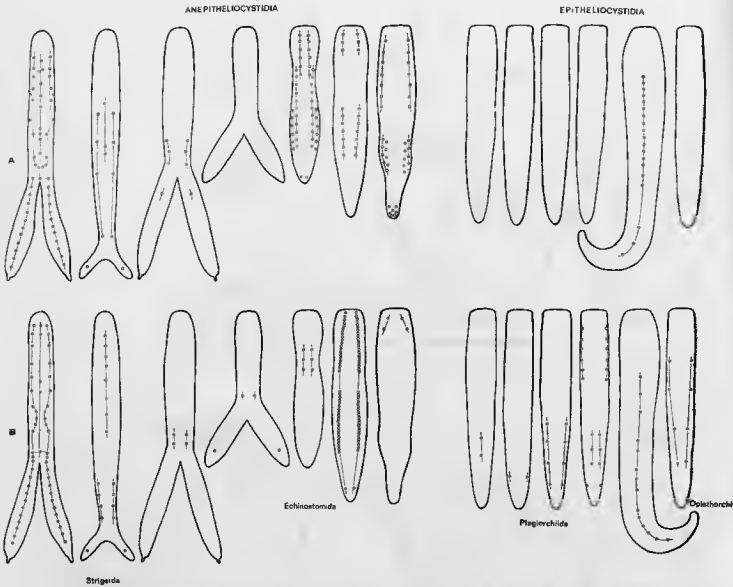


FIG. 5. — Appareil ciliaire caudal : A) soies ventrales et latérales, B) soies dorsales et dorso-latérales de (de gauche à droite) *Cercaria* sp. *letis*, *Clinostomum*, *Trichobilharzia*, *Gymnophallus*, *Ribeiroia*, *Echinoparyphium*, *Paramphistomum*. (Anepitheliocystidia) *Cephalogonimus*, *Microphallus*, *Crepidostomum*, *Deropristis*, *Leporeadium*, *Timoniella* (Epitheliocystidia).

Source : MNHN, Paris

II. — ANALYSE CHÉTOTAXIQUE DES CERCAIRES ACTUELLEMENT CONNUES

L'ordre systématique dans lequel nous présentons les espèces tient compte des modifications que nous proposons de la classification de La Rue, 1957. Nous tenterons de justifier ces modifications dans le chapitre suivant.

Le chiffre entre parentèses qui suit le nom de chaque cercaire correspond à la référence de l'auteur qui en a décrit la chétotaxie.

SUPER-ORDRE DES ANEPITHELIOCYSTIDIA (fig. 6 à 19)

Quelques caractères chétotaxiques permettent d'identifier immédiatement une cercaire d'Anepitheliocystidia d'une cercaire d'Epitheliocystidia. Le plus simple réside dans la chétotaxie caudale (fig. 5). D'après toutes les observations actuelles, les Anepitheliocystidia ont 2 à 8 axes de papilles caudales (fig. 9-10 ; 17-18), les Epitheliocystidia en ont de zéro à quatre (fig. 23, 29, 35). Une cercaire portant six à huit axes de papilles caudales est donc immédiatement identifiable comme cercaire d'Anepitheliocystidia.

Une cercaire possédant 4 axes : 2 ventraux et 2 dorsaux, est une cercaire d'Anepitheliocystidia ; 2 axes dorsaux et 2 axes latéraux peuvent se rencontrer chez l'un et l'autre des deux super-ordres ; dans ce cas, chez les Anepitheliocystidia, les papilles des axes dorsaux sont dans la partie proximale de la queue, et non dans sa partie distale.

Lorsqu'il y a deux axes de papilles, ils sont tous deux dorsaux (fig. 18, H), ou tous deux ventraux (fig. 9, I), chez les Anepitheliocystidia ; ils sont dorsolatéraux (fig. 23, B), ou bien l'un médio-dorsal, l'autre médio-ventral (fig. 29, B) chez les Epitheliocystidia.

Ordre des Strigeida (fig. 6-10).

Il regroupe des Trématodes dont la chétotaxie, proche du type primitif défini par J. Richard, 1971, est relativement simple ; ce sont les Bucephalata, Strigeata, Azygiata et Brachylaimata. (Nous ne connaissons aucun représentant des Cyclocoelata).

Il s'oppose à l'ordre des Echinostomida (fig. 11-19), qui comprend des cercaires à chétotaxie très complexe, et qui regroupe les Fellodistomata, les Echinostomata et les Paramphistomata.

Les Strigeida ont un nombre d'axes corporels de papilles égal ou inférieur à six.

Les Echinostomida ont un nombre d'axes corporels de papilles égal ou supérieur à six. Une cercaire d'Anepitheliocystidia portant deux ou quatre axes de papilles somatiques est donc une cercaire de Strigeida ; une cercaire d'Anepitheliocystidia portant huit, dix, douze axes de papilles corporelles, ou dont tout le corps est recouvert de papilles, est une cercaire d'Echinostomida.

Source : MNHN, Paris

Lorsqu'une cercaire d'Anepitheliocystidia a six axes de papilles corporelles : elle appartient aux Strigeida si ses papilles céphaliques ventrales C_1V sont présentes et externes ; elle appartient aux Echinostomida, si elles sont invaginées, c'est-à-dire si elles sont internes ou si elles ont totalement disparu.

A) *Sous-ordre des Bucephalata* (fig. 6-10, A).

Les Bucephalata sont de type gastérostome, c'est-à-dire que leur bouche s'ouvre au milieu du corps, loin de la région céphalique ; tous les autres Digènes sont de type prosostome : leur bouche se trouve dans la région céphalique ; elle est terminale ou subterminale.

Cette différence dans la situation de la bouche peut s'interpréter de 2 façons différentes : ou bien la bouche apicale a émigré progressivement vers une position ventrale, ou bien il y a eu atrophie de la bouche, puis néoformation d'un tube digestif antérieur qui a rattaché le sac digestif à la paroi ventrale, au niveau de l'acétabulum.

La chétotaxie nous semble tout à fait en faveur de la seconde hypothèse, car une migration progressive de la bouche aurait dû logiquement entraîner la migration des papilles céphaliques qui l'entourent.

Les Bucéphales nous apparaissent donc, à ce point de vue, comme des Digènes très atypiques et très spécialisés, mais nous les considérons cependant comme très archaïques, car la disposition de l'appareil sensoriel nous paraît très proche de celle de la cercaire primitive hypothétique de J. Richard : le rhynchus porte des cycles céphaliques très simples à symétrie hexaradiée, avec, au niveau du premier cycle, de chaque côté, une soie ventrale, une soie latérale et une soie dorsale. Le corps porte six axes longitudinaux de papilles, sept commissures transversales ; à l'intersection des axes et des commissures, une seule papille est presque toujours présente.

Dans notre interprétation, la bouche correspond à l'acétabulum, et celui-ci est dépourvu de tout appareil sensoriel, ce qui nous paraît également un élément particulièrement primitif.

Les Bucephalata se différencient des autres sous-ordres de Strigeida, c'est-à-dire des Strigeata, des Azygiata et des Brachylaimata par les critères suivants : l'appareil caudal a suivi une évolution très particulière, les cercaires portent un bulbe caudal et des fourchons caudaux, que l'on ne rencontre dans aucun autre sous-ordre ; le bulbe caudal porte dorsalement des séries concentriques de papilles ; les fourchons, extrêmement longs, portent dans leur région proximale quatre rangées de papilles serrées et, dans leur région distale, deux rangées de papilles plus espacées.

Cette chétotaxie caudale est très caractéristique et permet de séparer les Bucephalata des autres Strigeida.

— Cercaires connues : Superfamille des Bucephaloidea : *Labratrema minimus* (Stossich, 1887) (**18**). *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 (**4** b) *Rhipidocotyle illense* (Ziegler, 1883) (**4** h).

B) *Sous-ordre des Strigeata* (fig. 6-10, B-G).

Il comprend des cercaires que la chétotaxie corporelle et acétabulaire permet de différencier des cercaires d'Azygiata et de Brachylaimata :

Les Strigeata ont toujours six axes de papilles corporelles (fig. 7-8, B-G) ; les Azygiata et les Brachylaimata (fig. 7-8, H-I) en ont deux ou quatre. Les Strigeata, ou bien n'ont pas de papilles acétabulaires (fig. 7, D-G), ou bien portent un cycle Sr de 3 papilles, ou bien portent deux cycles (fig. 7, F), S_1 et S_{II} totalisant un nombre égal ou inférieur à 9 papilles ; ce nombre de papilles acétabulaires est toujours plus élevé chez les Azygiata et chez les Brachylaimata (fig. 7, H-I).

Le sous-ordre des Strigeata est divisé en trois superfamilles : les Schistosomatoidea ; les Strigeoidea ; les Clinostomoidea.

La chétotaxie céphalique des cercaires de ces trois super-familles (fig. 6, B-G), relativement proches, ne permet pas une identification ; par contre la chétotaxie caudale permet de les reconnaître facilement.

1) *Superfamille des Schistosomatoidea.*

Le tronc caudal des Schistosomatoidea porte deux axes dorsaux et deux axes ventraux de papilles ; il peut porter ou non deux ou quatres axes latéraux de papilles ; il ne porte jamais de papille

Source : MNHN, Paris

médioventrale ou médiodorsale (fig. 9-10, B-C). Cette dernière caractéristique les différencie des Strigeoidea et des Clinostomoidea, qui portent sur le tronc caudal des papilles médiodorsales et médioventrales (fig. 9-10, D-G).

La superfamille des Schistosomatoidea comprend trois familles : les Schistosomatidae les Bilharziellidae et les Sanguinicolidae.

a) Famille des Schistosomatidae.

Sur le tronc caudal existent, outre ses deux axes dorsaux et ventraux, quatre axes latéraux de papilles (fig. 9-10, B).

— Cercaires connues : *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907 (**9**, **80**, **94**, **95**, **107**, **109**) ; *Schistosoma haematobium* (Bilharz, 1852) (**25**, **40**, **80**) ; *S. rodhaini* Brumpt, 1931 (**80**, **95**) ; *S. bovis* (Sonsino, 1876) (**34**, **80**) *S. intercalatum* Fisher, 1934 (**11** b,) *S. japonicum* Katsurada, 1904 (**88**) ; *Schistosomatium douthitti* (Cort, 1914) (**49** b, **109**).

b) Famille des Bilharziellidae.

Il n'y a pas de papille latérale sur le tronc caudal (fig. 9-10, C).

— Cercaires connues : *Trichobilharzia ocellata* (La Valette, 1855) (**80**) ; *T. brevis* Basch, 1966 (**22**) ; *Bilharziella polonica* (Kowalewski, 1995) (**49**) ; *Austrobilharzia terrigalensis* Johnston, 1917 (**87**) ; *Ornithobilharzia canaliculata* (Rudolphi, 1919) (**109**).

c) Famille des Sanguinicolidae.

Les cercaires portent deux axes ventraux, deux axes dorsaux et deux axes latéraux de papilles caudales.

— Cercaires connues : *Sanguinicolid* I Kruger, 1978 (**52** b) *Sanguinicolid* II Kruger, 1978 (**52** b).

2) *Superfamille des Strigeoidea.*

Le tronc caudal (fig. 9-10, D-F) porte des papilles médiodorsales et médioventrales ; il compte un total de 8 axes de papilles : 1 médioventral, 2 paraventraux, 1 médiodorsal, 2 paraventraux, 2 latéraux, ce qui le différencie du tronc caudal des Clinostomoidea (fig. 9-10, G), qui a aussi des papilles médianes, mais qui n'a que six axes, et de celui des Schistosomatoidea, qui n'a pas de papille médiane (fig. 9-10, B-C).

La superfamille des Strigeoidea comprend trois familles : les Cyathocotylidae, les Strigeidae et les Diplostomidae. La chétotaxie les différencie par la position de leurs papilles latérales.

a) Famille des Cyathocotylidae.

Les Cyathocotylidae ont des papilles latérales dans la région moyenne du tronc caudal (fig. 9, D).

— Cercaires connues : *Holostephanus volgensis* (Sudarikov, 1962) (**108**), *Cercaria sp. « tetis »* Baysade-Dufour, 1974 (**6**).

b) Famille des Strigeidae.

A l'exception de *Cotylurus* sp. Kruger, 1978, ils ont des papilles latérales portées uniquement dans la région distale du tronc caudal (fig. 9, E).

— Cercaires connues : *Apatemon graciliformis* Szidat, 1928 (**21**) *Apatemon* sp. Kruger, 1978 (**52** b), *Cotylurus lutzi* Basch, 1969 (**4**), *Cotylurus* sp. Kruger, 1978 (**52** b).

c) Famille des Diplostomidae.

Les papilles latérales sont portées dans la région proximale et la région distale du tronc caudal ; la région moyenne en est dépourvue (fig. 9, F).

— Cercaires connues : *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819) (**80**, **93**) ; *D. coniferum* (Mehlis, 1846) (**80**) ; *D. gobiorum* Shigin, 1965 (**92**, **93**) ; *D. mergi* Dubois, 1932 (**93**) ; *D. indistinctum* Guberlet, 1923 (**91**, **93**) ; *Diplostomulum petromyzi fluviatilis* Gintovt, 1969 (**100**) ; *Cercaria* sp. 1 Richard, 1971 (**80**) ; *Cercaria* sp. 2 Richard, 1971 (**80**), *Tylodelphys* sp. Kruger, 1978 (**52** b).

Source : MNHN, Paris

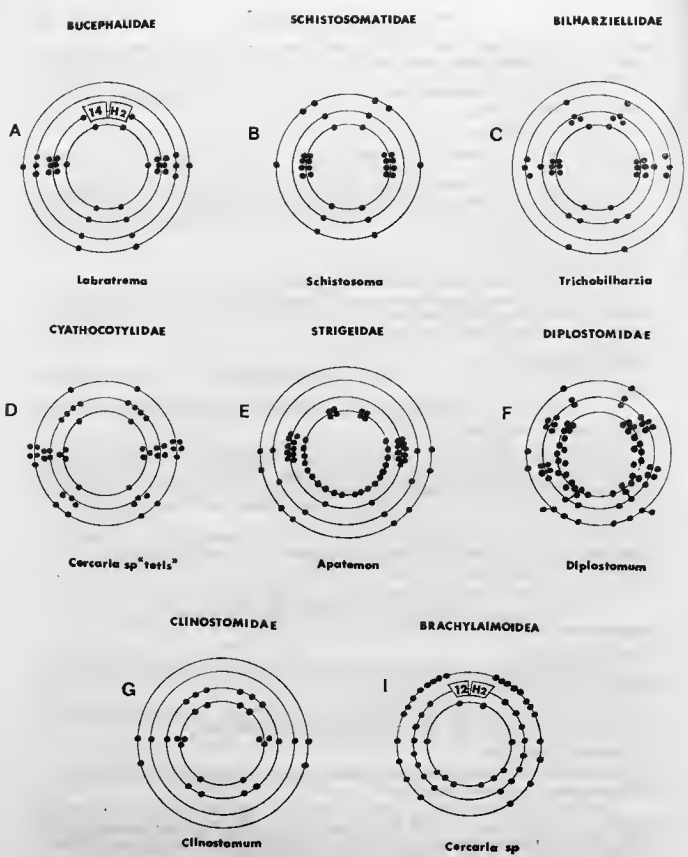


FIG. 6. — Strigeida, soies céphaliques.

Source : MNHN, Paris

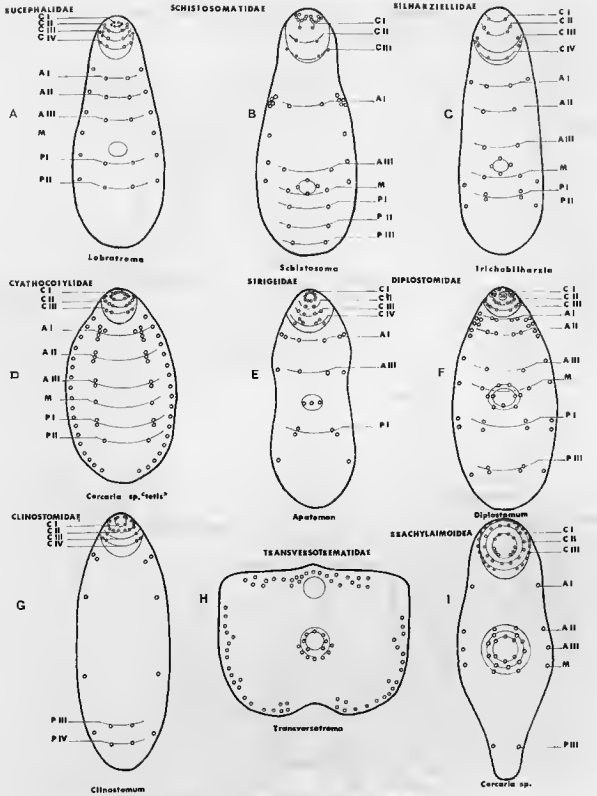


FIG. 7. — Strigeida, soies somatiques ventrales et latérales.

Source : MNHN, Paris

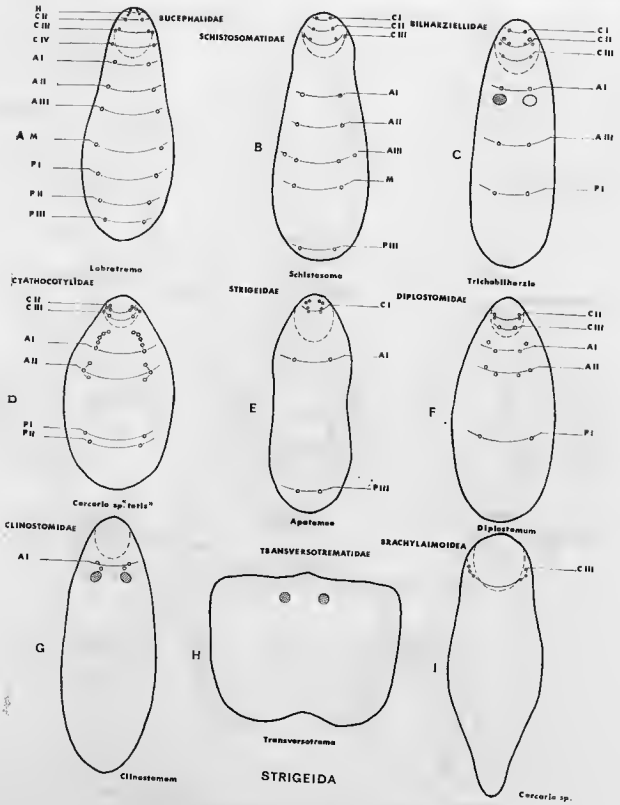


FIG. 8. — Strigeids, soies somatiques dorsales.

Source : MNHN, Paris

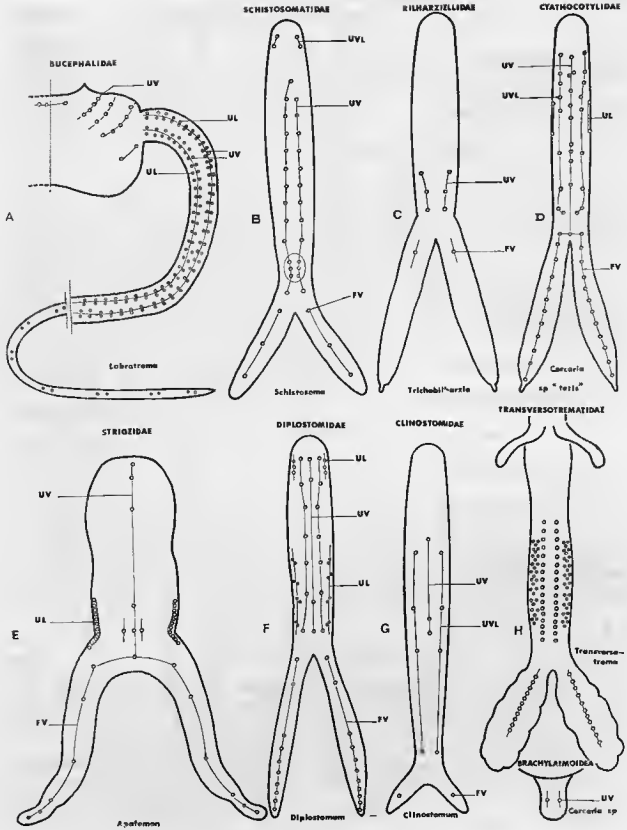


Fig. 9. — Strigeida, soies caudales ventrales et latérales.

Source : MNHN, Paris

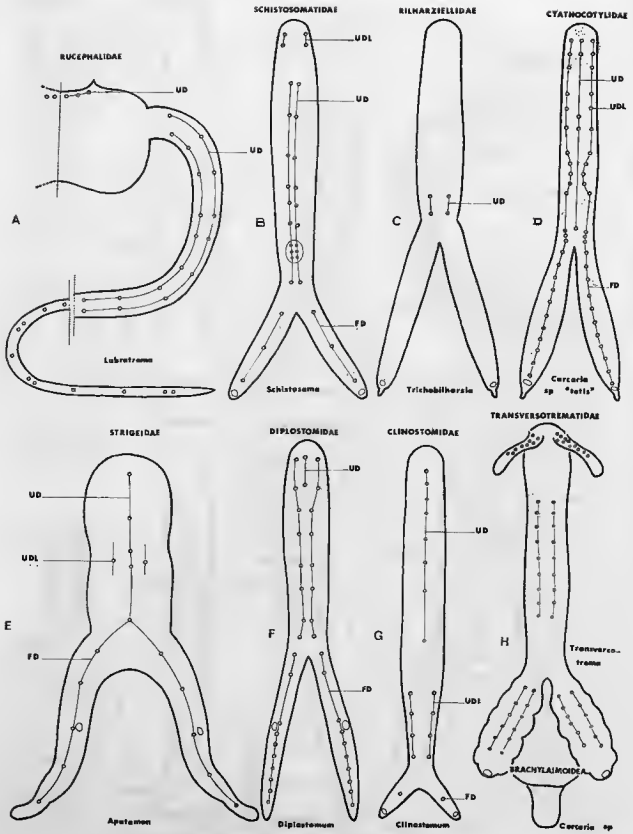


Fig. 10 — Strigeida soies caudales dorsales.

Source : MNHN, Paris

3) *Superfamille des Clinostomoidea* (6g. 6-10, G).

Famille des Clinostomidae.

Le tronc caudal porte six axes de papilles ; cette caractéristique les différencie des Strigeoidea, qui en portent huit, deux de ces six axes sont médians ; ceci les différencie des Schistosomatoidea qui n'ont pas de papille médiane.

Les six axes des Clinostomidae sont constitués par un axe médioventral, deux axes ventrolatéraux, un axe médiodorsal, deux axes dorsolatéraux.

— Cercaire connue : *Clinostomum golvani* Nassi et Bayssade-Dufour, 1980 (**71** d).

C) *Sous-ordre des Azygiata* (fig. 6-10, H).

Nous ne connaissons ce groupe que par les dessins de l'appareil sensoriel et les photographies au stéréoscan d'une cercaire identifiée à *Transversotrema patialense* par M. Philip Logoreci de l'Imperial College (Londres). Nous n'avons pas étudié le matériel original et nous remercions très vivement M. Philip Logorcci de nous autoriser à utiliser ses documents inédits.

La cercaire possède deux axes latéraux de papilles corporelles (fig. 7, H) ; elle n'a ni papille somatique ventrale, ni papille somatique dorsale. Ceci la différencie des cercaires de Strigeata, qui ont six axes de papilles somatiques, et des cercaires de Brachylaimata, lorsqu'elles ont quatre axes de papilles.

La cercaire de *Transversotrema* se rapproche donc de celles des Brachylaimata, qui n'ont que deux axes somatiques latéraux. Chez *Transversotrema*, il y a de nombreuses papilles latérales ; chez les Brachylaimata, il n'y en a que 3 ou 4 par hémi-corps.

Outre ce caractère, les Transversotrematidae ont une queue extrêmement caractéristique, avec deux bras préhensiles porteurs de papilles (fig. 9-10, H).

— Cercaire connue : Superfamille des Transversotrematoidea, Famille des Transversotrematidae : *Transversotrema patialense* (Soparker, 1924) (**64**).

D) *Sous-ordre des Brachylaimata* (6g. 6-10, I).

Ce sous-ordre se différencie des Bucephalata et Strigeata par son nombre d'axes de papilles corporelles : 2 ou 4 ; les Bucephalata et les Strigeata en ont 6.

Il se différencie des Azygiata (Transversotrematidae) par le nombre réduit (3 ou 4) des paires de papilles somatiques latérales. Il est le seul Strigeida à posséder des cercaires microcerques.

Sa chétotaxie est très particulière et semble liée à son adaptation à la vie terrestre : les deux ventouses orale et acétabulaire concentrent presque toutes les papilles (fig. 6-7, I).

— Cercaires connues : Superfamille des Brachylaimoidea : *Panopistus pricei* Sinitzin, 1931 (**54**) ; *Postharmostomum helicis* Leidy, 1847 (**104**) ; *Brachylaima virginiana* Dickerson, 1930 (**53**) ; *Cercaria* sp. Amegee et Diaw, 1974 (**3** a) ; *Cercaria* sp. Bayssadc-Dufour, 1974 *c* (**8**).

Ordre des Echinostomida (fig. 11-19).

Il regroupe les cercaires d'Anepitheliocystidia à chétotaxie complexe : les cercaires ont 6, 8, 10, 12 axes de papilles, ou peuvent avoir une partie ou la totalité du corps recouverte de papilles.

Les cercaires ayant plus de six axes de papilles se reconnaissent donc bien des cercaires de Strigeidae, qui ont six axes ou moins de six axes de papilles corporelles.

Les Echinostomida à six axes de papilles se reconnaissent des Strigeida par la présence de papilles invaginées au niveau du cycle C_1. Chez les Strigeida, il n'y a jamais de papille invaginée en C_1. Cette invagination s'accompagne d'une céphalisation importante (fig. 11-12), qui ne s'observait pas chez les Strigeida (fig. 6).

L'ordre des Echinostomida comprend trois sous-ordres : les Fellodistomata, les Echinostomata et les Paramphistomata.

Source : MNHN, Paris

A) *Sous-ordre des Fellodistomata* (fig. 11, 13, 15, 17, 18, A-B).

Il possède un cycle C_t complet, c'est-à-dire pourvu de soies ventrales, latérales et dorsales (fig. 11, A-B) ; ceci l'oppose aux Echinostomata (cycle C_t dépourvu soit de papille dorsale, soit de papille latérale) (fig. 11, C-E ; 12, F-H), et aux Paramphistomata (cycle C_t dépourvu de papille ventrale) (fig. 12, I-J).

Le sous-ordre des Fellodistomata comprend deux familles : les Gymnophallidae et les Fellodistomidae.

Les Gymnophallidae ont 3 cycles céphaliques, les Fellodistomidae en ont 5 (fig. 11, A-B). Les Gymnophallidae ont 6 axes de papilles corporelles, les Fellodistomidae en ont dix (fig. 13 et 15, A-B).

— Cercaires de Gymnophallidae connues : *Gymnophallus nereicola* Rebecq et Prévôt, 1962 (**84**) ; *G. fossarum* Bartoli, 1965 (**84**).

— Cercaire de Fellodistomidae connue : *Cercaria plumosa* Sinitzin, 1911 (= *Bacciger* sp. Bayssade-Dufour et Maillard, 1975) (**18**).

B) *Sous-ordre des Echinostomata* (fig. 11-19).

Le cycle C_t est incomplet ; il est dépourvu le plus souvent de papille dorsale, ou, plus rarement, de papille latérale, les dorsales étant alors présentes (fig. 11, C-E ; 12, F-H). Ceci l'oppose aux Fellodistomata, dont le cycle C_t est complet (fig. 11, A-B), et aux Paramphistomata dont le cycle C_t est incomplet, mais pourvu de latérales et de dorsales (Paramphistomidae) (fig. 12, J), ou atypique (Diplodiscidae) (fig. 12, I).

Trois des cinq familles connues de ce sous-ordre possèdent une caractéristique très particulière, que l'on ne trouve chez aucun autre sous-ordre : elles possèdent des récepteurs ciliés à bulbe composé, qui se présentent, à l'imprégnation à l'argent, comme des papilles de taille géante. Ces récepteurs se trouvent soit sur la tête (fig. 11, C ; fig. 12, H), soit sur la tête et le corps (fig. 12, 14, F_1).

Nous connaissons la chétotaxie des cercaires appartenant à sept familles : les Cathaemasiidae, les Himasthlidae, les Petasigeridae, les Fasciolidae, les Echinostomatidae, les Psilostomidae et les Philophtalmidae.

Nous avons considéré comme la plus archaïque la famille possédant 8 axes de papilles caudales (fig. 17-18, C) et comme la plus évoluée la famille possédant 2 axes de papilles caudales (fig. 17-18, H).

a) *Famille des Cathaemasiidae* (fig. 11, 13, 15, 17-18, C).

Cette famille se différencie des autre familles d'Echinostomata par son nombre d'axes de papilles caudales ; elle en possède 8 : deux dorsaux, deux ventraux, quatre latéraux (fig. 17-18, C). Les autres familles d'Echinostomata en possèdent 4 ou 2.

— Cercaire connue : *Ribeiroia marini* (Faust et Hoffman, 1934) (**38**).

b) *Familles des Petasigeridae* (fig. 11, 13, 15, 17-18, D).

Ils possèdent 6 axes de papilles caudales : 2 axes de papilles ventrales, 2 axes de papilles dorsales et 2 axes de papilles latérales (fig. 17-18, D). Ceci les oppose aux Cathaemasiidae, qui ont 8 axes de papilles caudales (fig. 17-18, C), aux Himasthlidae, aux Echinostomatidae et aux Fasciolidae, qui ont 4 axes de papilles (fig. 17-18, E-G), et aux Psilostomidae, qui ont seulement 2 axes de papilles sur la queue (fig. 17-18, H).

Le genre *Petasiger* est classé par presque tous les auteurs dans la sous-famille des Echinostomatinae ; cependant les soies acétabulaires et le nombre d'axes caudaux supérieur à quatre rapprochent plus *Petasiger* des Cathaemasiidae que des Echinostomatidae. La disposition très originale des papilles antéacétabulaires dorsales (fig. 15, D) nous conduit non seulement à reconnaître la sous-famille des Petasigerinae créée par Mendheim 1940, mais encore à l'élever au rang d'une famille particulière.

— Cercaire connue : *Petasiger carribensis* Nassi, 1980 (**21**).

Source : MNHN, Paris

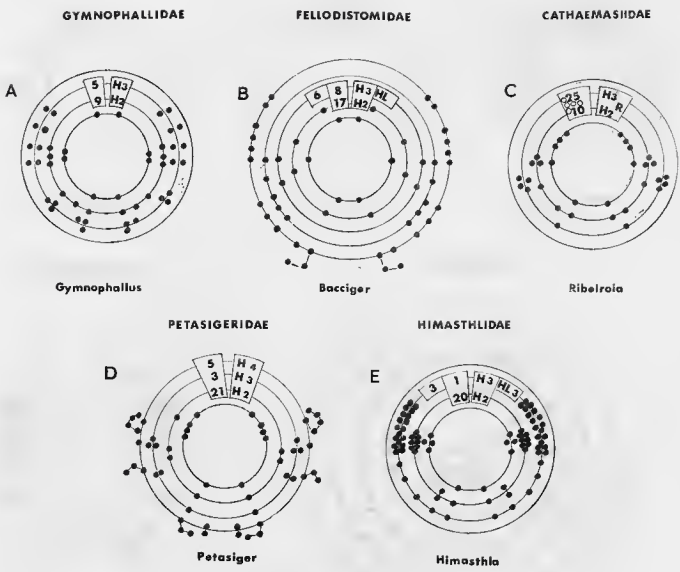


FIG. 11. — Echinostomida, soies céphaliques (1).

Source : MNHN, Paris

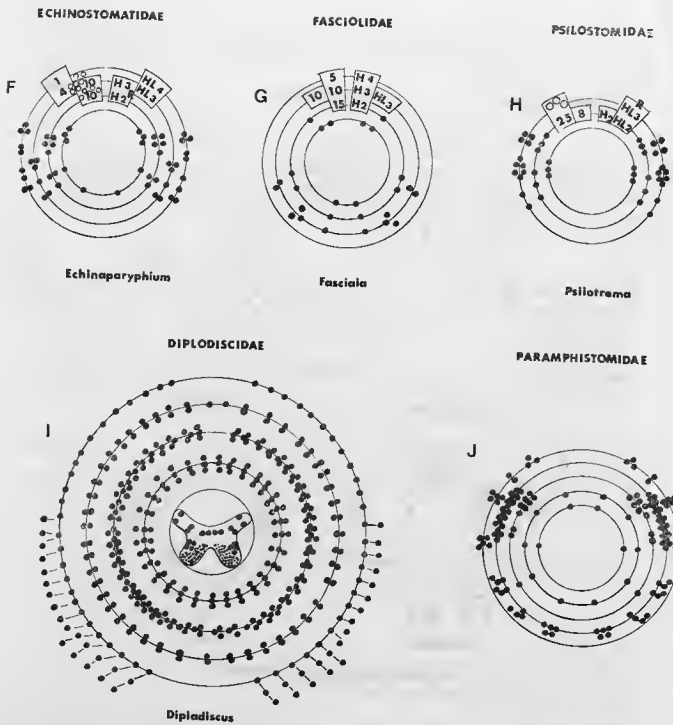


FIG. 12. — Echinostomida, soies céphaliques (2).

Source : MNHN, Paris

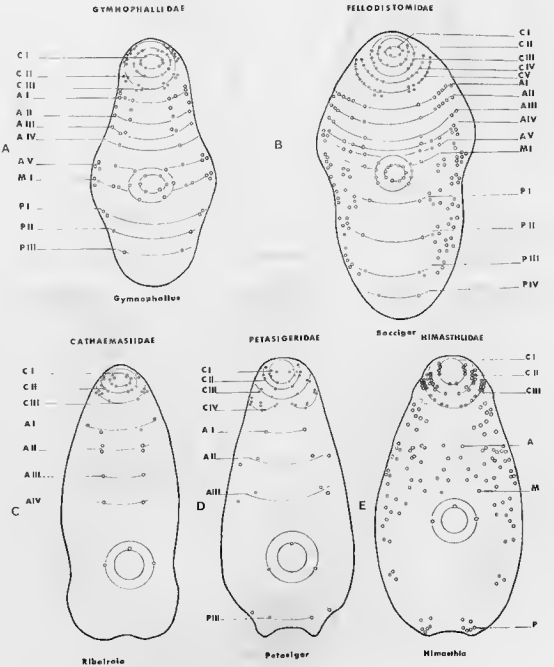


FIG. 13. — Echinostomida, soies somatiques ventrales et latérales (1).

Source : MNHN, Paris

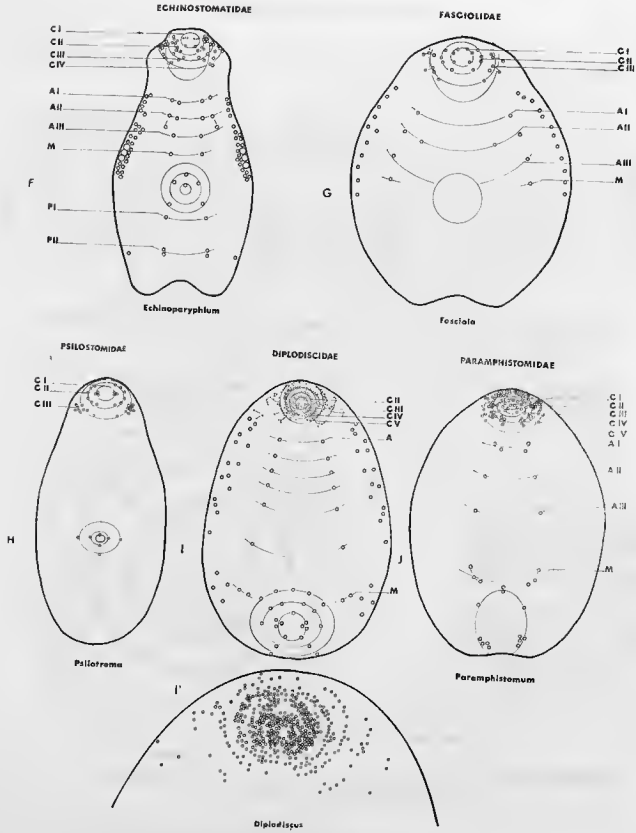


FIG. 14. — Echinostomida, soies somatiques ventrales et latérales (2) (papilles somatiques de *Psilotrema* non décrites) I' détail de I.

Source : MNHN, Paris

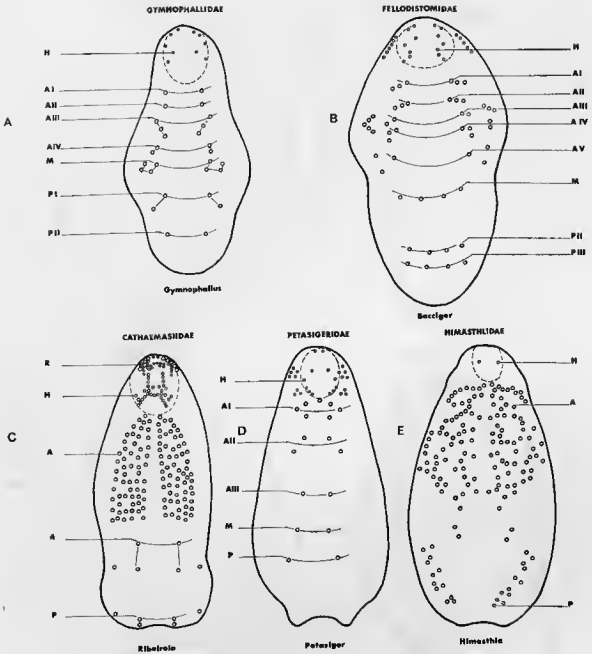


FIG. 15. — Echinostomida, soies somatiques dorsales (1).

Source : MNHN, Paris

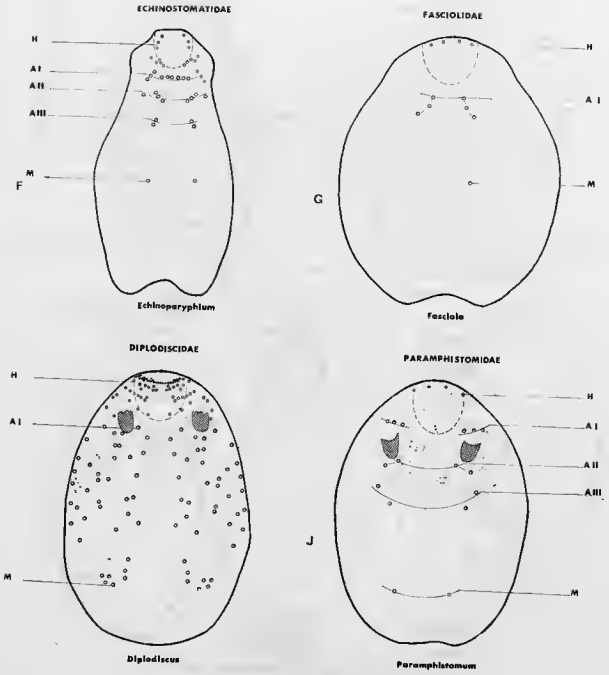


FIG. 16. — Echinostomida, soies somatiques dorsales (2).

Source : MNHN, Paris

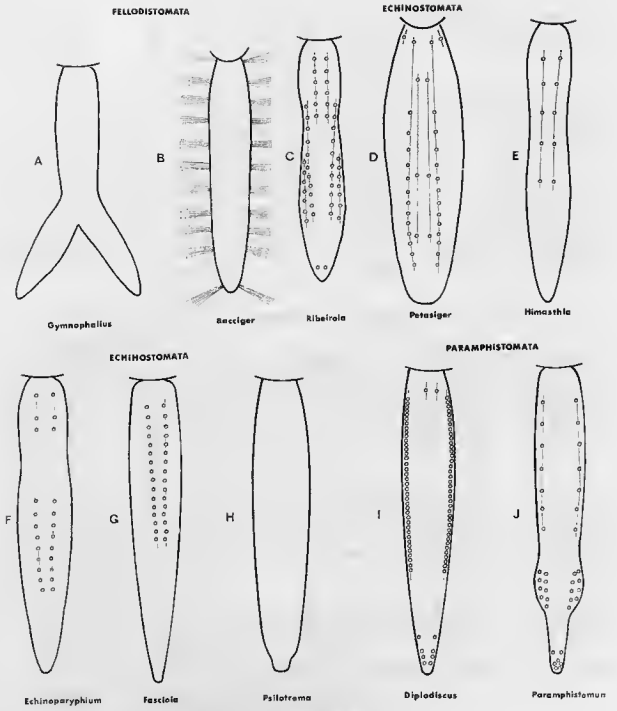


Fig. 17. — Echinostomida, soies caudales ventrales et latérales

Source : MNHN, Paris

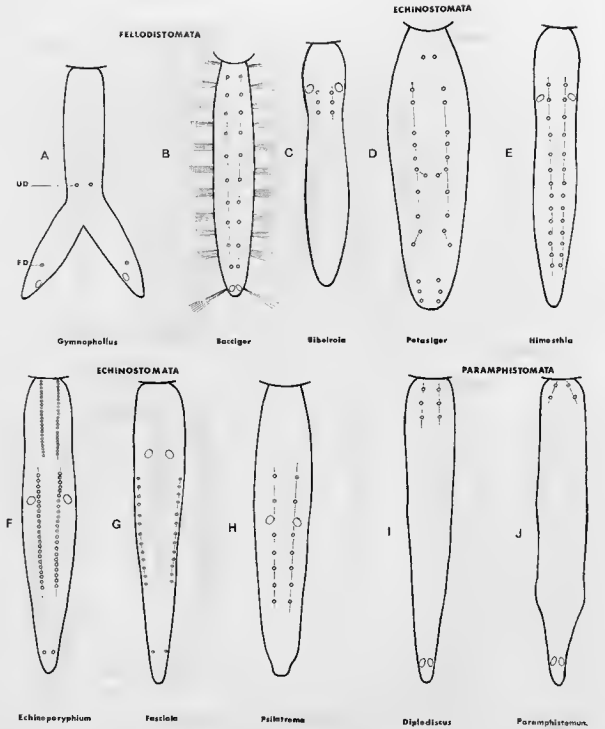


FIG. 18. — Echinostomida, soies caudales dorsales.

Source : MNHN, Paris

c) *Famille des Himasthlidae* (fig. 11, 13, 15, 17, 18, E).

Ils possèdent quatre axes de papilles caudales : deux dorsaux et deux ventraux ; les papilles dorsales sont alignées en une seule série qui occupe plus de la moitié de la longueur de la queue.

— Cercaires connues : *Himasthla* sp. 1 et sp. 2 Richard, 1971 (**60**) ; *Himasthla secunda* (Nicoll, 1896) (**26**).

d) *Famille des Echinostomatidae* (fig. 14, 16, 17-18, F).

Ils possèdent habituellement quatre axes de papilles : deux axes dorsaux et deux axes ventraux, mais nous connaissons une exception, celle d'*Echinoparyphium recurvatum*, qui n'a pas de papille ventrale, mais dont les papilles dorsales ont la disposition observée chez les autres Echinostomatidae.

Les papilles dorsales disposées selon deux axes sont divisées en trois groupes, appelés par J. Richard, 1971, x, y et 1, entre lesquels il n'y a pas de papille.

La chétotaxie est connue pour beaucoup de genres et d'espèces d'Echinostomatidae et, à la suite de Richard, 1971, nous avons pu, pour cette famille, proposer quelques traits chétotaxiques, qui nous paraissent caractéristiques au niveau du genre.

La figure 19 montre que le nombre et la disposition des papilles antéro-dorsales A_1D varient d'un genre à l'autre ; nous n'avons représenté qu'une cercaire par genre, car les travaux de Richard, 1971, et de Bayssade-Dufour et Marteau, 1973, montrent que la disposition des papilles A_1D semble constante à l'intérieur d'un même genre.

— Le genre *Echinostoma* (fig. 19, A).

Il porte en A_1D quatre papilles disposées sur la même horizontale, flanquées à droite et à gauche d'un groupe de trois.

— Cercaires connues : *Echinostoma caproni* Richard, 1964 (**60, 65**) ; *E. hystricosum* Lie et Umathevy, 1966 (**61**) ; *E. lindoense* Sandground et Bonne, 1940 (**61**) ; *E. malayanum* Leiper, 1911 (**61**) ; *E. revolutum* Froelich, 1802 (3 b **51**, **71** e **79**) ; *E. audyi* Lie et Umathevy, 1965 (**61**) ; *E. paraensi* Lie et Basch, 1967 (**63** a) ; *E. rodriguesi* Hsü, Lie et Basch, 1968 (**44**) ; *E. liei* Jeyarasasingam, Heyneman, Hok-Kan-Lin and Mansour, 1972 (**47**) ; *E. murinum* (Tubangui, 1931) (**62** a). *E. barbosai* Lie and Basch, 1966 (**62** b) ; *E. ilocanum* (Garrison, 1908) (**63** d) ; *E. ivaniosi* Mohandas ; 1973 (**71** b) ; *E. paraulum* Dietz, 1909 (71 e).

— Le genre *Echinoparyphium* (fig. 19, B).

Il porte en A_1D six papilles disposées sur la même horizontale, flanquées légèrement en avant, à droite et à gauche, d'un groupe de cinq papilles.

— Cercaires connues : *Echinoparyphium recurvatum* Linstow, 1873 (3 b **71** e **60**) ; *E. aconiatum* Dietz, 1909 (**20**) ; *E. dunni* Lie et Umathevy, 1965 (**61**). *E. ralphaudyi* Lie and all 1975 (**63** c). E. sp. Nezvalova, 1970 (71 c).

— Le genre *Hypoderaeum* (fig. 19, C).

Il porte en A_1D huit papilles flanquées en avant, à droite et à gauche, d'un groupe de cinq papilles.

— Cercaires connues : *Hypoderaeum conoideum* Bloch, 1782 (**71** e **60**) ; *H. dingeri* Lie, 1964 (**61**).

— Les genre *Moliniella* (fig. 19, D).

Il porte en A_1D quatre papilles flanquées en avant, à droite et à gauche, de deux groupes de quatre papilles.

— Cercaire connue : *Moliniella anceps* (Molin, 1859) (**20**).

— Le genre *Paryphostomum*.

Il est sans A_1D horizontale.

— Cercaire connue : *Paryphostomum segregatum* Dietz, 1909 (**63** b).

Source : MNHN, Paris

— Le genre *Neoacanthoparyphium*.

— Cercaire comme : *Neoacanthoparyphium echinatoides* (de Filippi, 1854) (71 e).

e) *Famille des Fasciolidae* (fig. 12, 14, 16, 17, 18, G).

Ils possèdent quatre axes de papilles caudales, mais ces axes ne s'étendent pas sur toute la longueur de la queue ; les papilles ventrales ne s'observent que dans les 3/4 antérieurs de la queue, les papilles dorso-latérales occupent la région moyenne de la queue ; les axes des papilles caudales ne sont toutefois pas interrompus, comme c'est le cas chez les Echinostomatidae.

— Cercaire connue : *Fasciola gigantica* Cobbold, 1855 (**80**).

f) *Famille des Psilostomidae* (fig. 12, 14, 17, 18, H).

Cette famille est la seule à posséder deux axes de papilles caudales dorsales en file continue dans la partie moyenne de la queue.

Elle se différencie de *E. recurvatum*, qui n'a pas de papille ventrale, mais dont les dorsales sont divisées en trois groupes, x, y et 1.

Elle se différencie des Cathaemasiidae, qui ont huit axes, des Petasigeridae, qui ont six axes, des Himasthlidae et Fasciolidae qui ont quatre axes, et des Echinostomatidae, qui ont presque toujours quatre axes.

— Cercaire connue : *Psilotrema spiculigerum* Mühling, 1898 (**80**).

g) *Famille des Philophtalmidae.*

— Métacercaire connue : *Philophtalmus hegeneri* Penner et Fried, 1963 (**36** b).

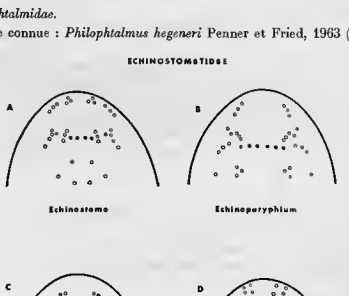


FIG. 19. — Echinostomidae, soies antéacétabulaires dorsales.

C) *Sous-ordre des Paramphistomata* (fig. 12, 14, 16, 17, 18, I et J).

Toutes les papilles du cycle C_1 sont internes. Les Fellodistomata ont un cycle C_1 complet, avec les C_1V invaginées ; les Echinostomata ont les C_1V invaginées ou absentes et ont tantôt les C_1 dorsales, tantôt les C_1 latérales absentes.

Source : MNHN, Paris

Les soies caudales auxquelles il faut ajouter une paire de soies ventrales chez *Diplodiscus* sont sur deux axes latéraux et deux axes dorsaux, disposition qui n'est rencontrée ni chez les Echinostomata, ni chez les Fellodistomata.

Le sous-ordre des Paramphistomata comprend deux superfamilles : les Paramphistomoidea et les Notocotyloidea. Nous n'avons pas de documents utilisables sur les Notocotyloidea.

Les Paramphistomoidea comprennent deux familles :

a) *Famille des Diplodiscidae* (fig. 12, 14, 16, 17, 18, I).

Cette famille a une paire de papilles caudales ventrales ; les Paramphistomidae n'ont pas de papille caudale ventrale.

Les Diplodiscidae sont caractérisés par la présence de très nombreuses papilles pharyngiennes internes ; ce caractère, tout à fait particulier, permet de les différencier immédiatement des Paramphistomidae et des autres familles de Trématodes actuellement connues.

Les Diplodiscidae ont également 3 à 5 paires de papilles latérales, alignées non loin de l'extrémité distale de la queue, de part et d'autre des pores caudaux.

— Cercaires connues : *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) (**10**) ; *D. fischthalicus* Moskal, 1970 (**10**).

b) *Famille des Paramphistomidae* (fig. 12, 14, 16, 17, 18, J).

Cette famille possède quatre axes de papilles caudales : deux axes dorsaux très réduits, deux axes latéraux bien développés.

A l'extrémité distale de la queue se trouve un petit cercle de papilles, qui semble caractéristique des Paramphistomidae et qui n'existe pas chez les Diplodiscidae.

— Cercaire connue : *Paramphistomum togolense* Albaret, Bayssade-Dufour, Guilhon, Kulo et Picot, 1978 (**1**).

SUPER-ORDRE DES EPITHELIOCYSTIDIA (fig. 20-35)

Les cercaires d'Epitheliocystidia peuvent, comme nous l'avons vu, se reconnaître de celles d'Anepitheliocystidia en tenant compte des différences des papilles caudales.

Les chétotaxies caudales connues chez les Epitheliocystidia sont les suivantes :

— un axe de papilles : *a*) médioventral (fig. 29, C) ; *b*) médiodorsal (fig. 23, A) ;

— deux axes de papilles : *a*) un axe médioventral + un axe médiodorsal (fig. 29, B) ; *b*) deux axes dorsolatéraux ou latéraux dans la partie distale de la queue (fig. 23, B ; 29, A, D ; 35, C, E, F) ;

— quatre axes de papilles : deux axes latéraux dans la partie proximale de la queue + deux axes dorsaux dans la partie distale de la queue (fig. 29, E, F et 35, A, B, D) ;

— quelques Epitheliocystidia ont une queue sans papille.

Le super-ordre des Epitheliocystidia comprend deux ordres : les Plagiorchiida et les Opisthorchiida.

Les cercaires aquatiques de l'ordre des Plagiorchiida possèdent généralement un cycle C_1 complet portant une ou deux papilles C_1 ventrales invaginées, une ou deux papilles C_2 dorsales. (Une exception : la superfamille des Microphalloidea n'a pas de cycle céphalique C_1).

L'ordre des Opistborchiida a généralement un cycle C_1 incomplet, auquel il manque, le plus souvent, la papille C_1D. Lorsque les papilles C_1D sont présentes, elles sont au nombre de trois ou de quatre.

Source : MNHN, Paris

Ordre des Plagiorchiida (fig. 20-30).

Il comprend deux sous-ordres : les Plagiorchiata et les Allocreadiata.

A) *Sous-ordre des Plagiorchiata* (fig. 20-23).

La chétotaxie caudale des Plagiorchiata aquatiques est très simple et très homogène, elle suffit à différencier ces cercaires de celles du sous-ordre des Allocreadiata.

Les Plagiorchiata ont 2 papilles caudales ; elles peuvent être alignées sur un axe médiodorsal, ou en position dorsolatérale ou latérale (fig. 23).

Ceci les oppose aux Allocreadiata, dont les cercaires microcerques ont une papille caudale médioventrale, et dont toutes les autres cercaires pourvues d'une queue ont 6 ou plus de 6 papilles caudales (fig. 29).

La chétotaxie corporelle des cercaires aquatiques de Plagiorchiata présente une caractéristique très constante : elle montre dorsalement, à la limite de la tête et du corps, une rangée de 4 ou plus de 4 papilles disposées sur une même horizontale, les papilles A_1D (fig. 22, A, B, C, E, F). La présence de ce caractère permet donc de reconnaître immédiatement une cercaire de Plagiorchiata adaptée à la vie aquatique. Ce caractère ne s'observe pas chez les Allocreadiata.

La chétotaxie céphalique des cercaires aquatiques de Plagiorchiata montre sur son premier cycle céphalique, lorsque le cycle C_1 est présent, deux papilles dorsales appelées C_1D (fig. 20, A, B, C) ; ce caractère permet de reconnaître un Plagiorchiata d'un Allocreadiata qui n'a, à ce niveau, qu'une seule papille C_1D.

Les cercaires de Plagiorchiata terrestres sont plus difficiles à identifier, puisqu'elles ont un appareil sensoriel semi-atrophié ; l'élément le plus caractéristique de la chétotaxie reste l'acétabulum qui est nu ou porte un seul cercle de 9 tubercules. Chez les Allocreadiata qui ont des cercaires à chétotaxie réduite (Gorgoderidae avec cercaire incluse dans une chambre caudale), l'acétabulum porte un cercle de 6 papilles bien nettes.

Le sous-ordre des Plagiorchiata comprend trois superfamilles : les Plagiorchioidea ; les Dicrocoelioidea ; les Microphalloidea.

1) *Superfamille des Plagiorchioidea* (fig. 20-22, A-C ; 23, A-B).

Les Plagiorchioidea ont un premier cycle céphalique complet portant, en particulier, une papille ventrale toujours invaginée et deux papilles dorsales (fig. 20, A-C).

Les Dicrocoelioidea ont un cycle C_1 incomplet, réduit aux papilles latérales (fig. 20, D).

Les Microphalloidea n'ont pas de cycle C_1 (fig. 20, E-F).

Les papilles acétabulaires (lorsque l'acétabulum est développé) permettent également de différencier les trois superfamilles.

Les Plagiorchioidea ont 1 ou 2 cycles ; le 1er cycle porte en général 9 papilles (fig. 21, A-C).

Les Dicrocoelioidea n'ont pas de papille acétabulaire, mais peuvent avoir des tubercules (fig. 21, D).

L'acétabulum des Microphalloidea ne porte jamais plus de six papilles, si celles-ci sont sur un seul cycle, et jamais plus de sept, si elles sont disposées sur deux cycles, le premier cycle portant alors cinq papilles et le second deux (fig. 21, F).

Nous connaissons la chétotaxie de quatre familles de Plagiorchioidea :

a) Famille des Cephalogonimidae (fig. 20-33, A). Les cercaires ont une rangée de 10 papilles A_1D.

— Cercaire connue : *Cephalogonimus europaeus* (Blaizot, 1910) (80).

Source : MNHN, Paris

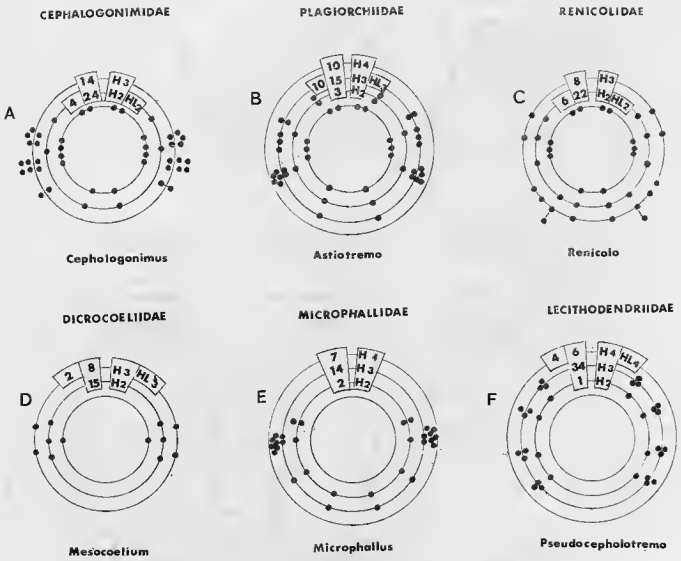


FIG. 20. — Plagiorchiata, soies céphaliques.

Source : MNHN, Paris

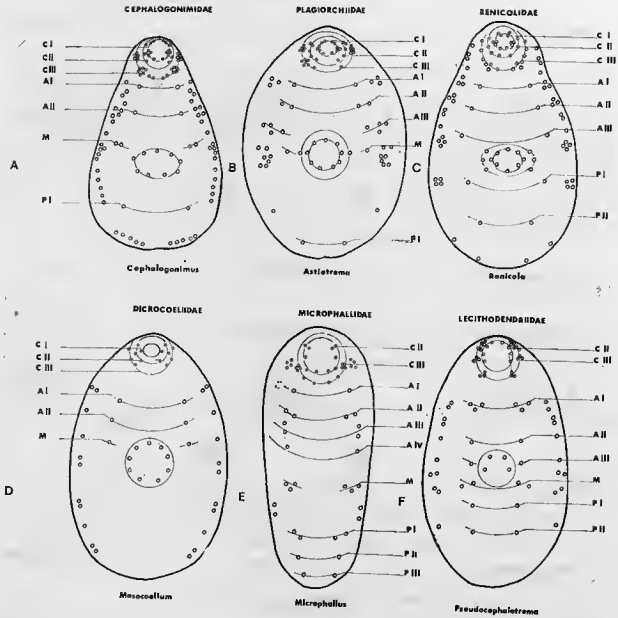


FIG. 21. — Plagiorchiata, soies somatiques ventrales et latérales.

Source : MNHN, Paris

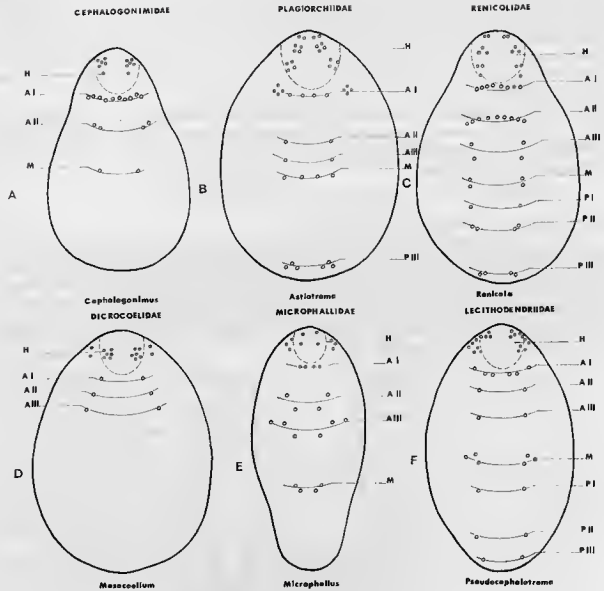


FIG. 22. — Plagiorchiata, soies somatiques dorsales.

Source : MNHN, Paris

b) Famille des Plagiorchiidae (fig. 20-22, B ; 23, A). Les cercaires ont une rangée de 4 papilles A_1D flanquées, à droite et à gauche, d'un groupe de 3 à 4 papilles.

— Cercaires connues : *Plagiorchis momplei* Dollfus, 1932 (**80**) ; *P. fastuosus* Szidat, 1924 (**52**) ; *P. muris* (Tanabe, 1922) (**102**) ; *P. lacertae* Rudolphi, 1819 (**102**) ; *P. neomydis* Brendow, 1970 (**102**) ; *Plagiorchis* sp. 2, 5 et 6 Théron, 1975 (**102**) ; *Astiotrema tananarivense* Deblock et Capron, 1962 (**80**) ; *A. trituri* Grabda, 1959 (**37**) ; *Leptophallus nigrovenosus* (Bellingham, 1844) (**80**) ; *Opisthioglyphe rastellus* Perkins, 1928 (**28, 80**) ; *O. ranae* Froelich, 1791 (**33** a) ; *O. megastomus* Yamaguti, 1958 (**106**) ; *Haplometra cylindracea* Zeder, 1800 (**28, 43**) ; *Haematolechus pyrenaicus* Combes, 1965 (**28, 80**) ; *H. similis* (Looss, 1899) (**80**) ; H. sp. 1, 2 Balusek et Vojtek 1973 (3 b) ; *Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899) (**3** b) ; *Cercaria* sp. 3, 4, 5, 6 Richard, 1971 (**80**) ; *Paralepoderma progeneticum* Büttner, 1950 (**71** c) ; *P. brumpti* (Büttner, 1950) (**99** b).

c) Famille des Renicolidae (fig. 20-22, C ; 23, B). Les cercaires ont une rangée de six à huit papilles A_1D.

— Cercaires connues : *Cercaria* sp. 7 et *Cercaria* sp. 8 Richard, 1971 (**80**) ; *Renicola roscovita* (Stunkard, 1932) (= *Cercaria* sp. 9 Richard) 1971 (**16, 80**).

d) Famille des Ochetosomatidae.

— Cercaire connue : *Macrodera longicollis* (Abilgaard, 1788) (33 b).

2) *Superfamille des Dicrocoelioidea* (fig. 20-22, D).

Comme il a été dit plus haut, les Dicrocoelioidea adaptés à la vie terrestre ont une régression du système sensillaire très marquée, et se distinguent des autres Plagiorchiata par le cycle C_1 réduit à une paire de papilles latérales et par l'acétabulum nu ou porteur de 9 tubercules. Nous connaissons le genre *Dicrocoelium*, dont les cercaires ont une grande queue sans papille, et le genre *Mesocoelium*, dont les cercaires ont acaules, mais dont la chétotaxie s'éloigne peu du précédent.

— Cercaires connues : *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819) (**80**) ; *D. hospes* Looss, 1907 (**24**) ; *Mesocoelium monodi* Dollfus, 1929 (**12**).

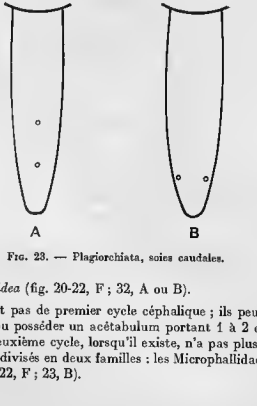


FIG. 23. — Plagiorchiata, soies caudales.

3) *Superfamille des Microphalloidea* (fig. 20-22, F ; 32, A ou B).

Les Microphalloidea n'ont pas de premier cycle céphalique ; ils peuvent être sans acétabulum, donc sans papille acétabulaire, ou posséder un acétabulum portant 1 à 2 cycles ; le premier cycle n'a jamais plus de six papilles, le deuxième cycle, lorsqu'il existe, n'a pas plus de 2 papilles.

Les Microphalloidea sont divisés en deux familles : les Microphallidae (fig. 20-22, E ; 23, A ou B) et les Lecithodendriidae (fig. 20-22, F ; 23, B).

Source : MNHN, Paris

a) Famille des Microphallidae.

Les Microphallidae n'ont ni acétabulum, ni papille acétabulaire ; ils ont une seule papille $C_{m}1$ et une seule $C_{m}2$ (fig. 20, E).

— Cercaires connues : *Gynaecotyla longiintestinata* Leonov, 1958 (**86**) ; *Microphallus pachygrapsi* Deblock et Prévot, 1968 (**86**) ; *M. bittii* Prévot, 1972 (**86**) ; *M. primas* (Jaegerskioeld, 1908) (**80, 86**) ; *M. similis* Jaegerskioeld, 1900) (**80, 86**) ; *Megalophallus carcini* Prévot et Deblock, 1970 (**86**) ; *Maritrema linguilla* Jaegerskioeld, 1909 (**80, 86**) ; *M. subdolum* Jaegerskioeld, 1909 (**82, 83**) ; *M. misenensis* (Palombi, 1940) (**83**).

b) Famille des Lecithodendriidae.

Les Lecithodendriidae ont un acétabulum pourvu de 1 à 2 cycles acétabulaires ; S_{1} porte 2 à 6 papilles ; S_{n}, lorsqu'il existe, porte deux papilles (fig. 21, F). Ils ont 2 à 3 papilles $C_{m}1$ et 2 à 3 papilles $C_{m}2$ (fig. 20, F).

— Cercaires connues : *Prosotocus fuelleborni* Travassos, 1930 (**80**) ; *Pleurogenoides medians* Olsson, 1876 (**80**) ; *Pseudocephalotrema pyrenaica* Combes et Jourdane, 1969 (**14**) ; *Cercaria virgula* sp. 1, *Cercaria virgula* sp. 2 M. Lambert, 1972 (**57**).

B) *Sous-ordre des Allocreadiata* (fig. 24-30).

La chétotaxie caudale est beaucoup plus diversifiée que chez les Plagiorchiata.

Chez les Allocreadiata, on rencontre des cercaires microcerques portant une papille ventrale (fig. 29, C), des cercaires cotylicerques portant 6 à 8 papilles (fig. 29, A), des cercaires leptocerques portant soit 4 paires de papilles dorso-latérales (fig. 29, D), soit 3 paires de dorso-latérales et une paire de dorsales ; ces papilles sont portées dans la moitié distale de la queue ; des cercaires pleurolophocerques portant 3 paires de papilles dorso-latérales, une paire de papilles dorsales (fig. 29, E) ; des cercaires anallocreadines portant deux axes latéraux et deux axes dorsaux de papilles ; les axes latéraux occupent la moitié antérieure de la queue et une région restreinte de la partie distale, les axes dorsaux occupent le troisième quart de la queue (fig. 29, F) ; des cercaires trichocerques portant un axe médiodorsal d'une quinzaine de papilles et un axe médioventral d'une vingtaine de papilles (fig. 29, B).

Quelques Allocreadiata ont des cercaires anoures. La queue, transformée en chambre caudale chez les cercaires de Gorgoderidae, n'a pas de papille.

Les chétotaxies caudales des Allocreadiata ne peuvent pas être confondues avec celles des Plagiorchiata qui ont un maximum de deux papilles soit médiodorsales, soit dorsolatérales ou latérales. Par contre, les cercaires pleurolophocerques d'Allocreadiata ont, comme les cercaires d'Opisthorchiata, 4 paires de papilles dorso-latérales ou 3 paires de dorso-latérales et une paire de dorsales, mais les Opisthorchiata ont toujours deux pores excréteurs caudaux dans la région proximale de la queue, tandis que les Allocreadiata n'en ont pas.

En ce qui concerne les caractères céphaliques (fig. 24), il a été dit plus haut que les Allocreadiata peuvent être reconnus par l'existence d'une seule papille C_{1} dorsale. Par ailleurs, l'existence de la papille $C_{n}O$ impaire est, à quelques exceptions près, assez caractéristique de ce sous-ordre.

Pour l'acétabulum (fig. 25-26), l'élément le plus caractéristique est l'existence de papilles impaires sur l'axe médian ; ce caractère est rare chez les Plagiorchiata, mais a été signalé cependant chez un Microphalloidea, *Pleurogenoides medians* (voir Richard, 1971, p. 83, pl. 50, intitulée par erreur *Prosotocus fuelleborni*). Le seul Opisthorchiata connu qui ait un acétabulum porte trois papilles, dont une sur le plan médian, il s'agit d'*Opisthorchis lomeensis* (fig. 33, A).

Le sous-ordre des Allocreadiata présente pour les caractères $C_{1}D$, $C_{n}O$ et S une homogénéité relativement très grande. Les autres caractères sont au contraire variables et nous permettent de compléter les données fournies par Richard, 1971 et, sauf exception, de caractériser facilement les familles d'Allocreadiata dont les cercaires sont déjà étudiées : les Zoogonidae, Opecoelidae, Rhodomètopes, Gorgoderidae, Monorchiidae, Troglotrematidae, Nanophyetidae, Allocreadiidae, Lissorchiidae, Deropristiidae et Lepocreadiidae (fig. 30).

Source : MNHN, Paris

a) Famille des Zoogonidae.

Les Zoogonidae se caractérisent par leur nombre de papilles antéacétabulaires ventrales : 1 A_I, 1 A_{II}, 1 A_{III}, 1 A_{IV} (fig. 25, A).

— Cercaires connues : *Zoogonus* sp. Richard, 1971 (**80**) ; *Diphterostomum* sp. Richard, 1971 (**80**) ; *Diphterostomum brusinae* Stossich, 1889 (**17**).

b) Famille des Opecoelidae.

Les Opecoelidae se caractérisent par un premier cycle céphalique composé d'une papille ventrale de quatre à cinq latérales et d'une dorsale (fig. 24, B).

A l'exception de *Cercaria microura*, elles ont le même nombre de papilles antéacétabulaires ventrales : 2 A_I, 2 A_{II}, 2 A_{III}, 2 M (fig. 25, B). *Cercaria microura* a une seule papille A_{III}.

La chétotaxie caudale est particulièrement typique : six papilles sont disposées en cercle sur le moignon caudal ; il peut y avoir une septième papille et plus rarement une huitième (fig. 29, A).

— Cercaires connues : *Sphaerostoma bramae* (Müller, 1776) (**80**) ; *S. maius* Janiszewska, 1949 (**57**) ; *Cainocreadium labracis* (Dujardin, 1845) (**17**) ; *Cercaria microura* Filippi, 1858 (**57**) ; *Cercaria* sp. 10, 11, 12 Richard, 1971 (**80**).

c) Famille des Rhodométopes.

Les cercaires rhodométopes se différencient des autres Allocreadiata par le dédoublement des papilles du 2e cycle acétabulaire et de la plupart des papilles corporelles (fig. 25, 27, C).

— Cercaire connue : *Cercaria doricha pigmentata* Wright, 1956 (**4**, **8**).

d) Famille des Gorgoderidae.

Les Gorgoderidae ont une longue queue dépourvue de soie. Leur corps cercarien, enfermé dans la chambre caudale, a une chétotaxie régressée ; leur région céphalique n'a que peu de papilles ; toutefois, leur acétabulum, porteur de six papilles, dont deux se trouvent dans le plan de symétrie de l'acétabulum, permet de les ranger parmi les Allocreadiata (fig. 24, 25, 27, D).

— Cercaires connues : *Gorgodera vivata* Hunt, 1952 (**45**) ; *G. pagenstecheri* Sinitsin, 1905 (**97**) ; *G. varsoviensis* Sinitsin, 1905 (**97**) ; *G. loossi* Sinitsin, 1905 (**97**) ; *G. euzeti* Lees et Combes, 1967 (**28**) ; *Gorgodera* sp. Richard, Chabaud et Brygoo, 1968 (**80**) ; *Gorgoderina insularis* Richard, Chabaud et Brygoo, 1968 (**80**) ; *G. vitelliloba* Olsson, 1876 (**97**) ; *Cercaria donecerca* Goodchild, 1939 (**39**).

e) Famille des Monorchiidae.

Les Monorchiidae ont une chétotaxie céphalique et corporelle très complexe, caractérisée par une très grande abondance de papilles sur le troisième cycle céphalique et sur les axes ventraux (fig. 24, 25, E).

— Cercaires connues : *Asymphylodora tincae* Modeer, 1790 (**80**) ; *Cercariaeum squamosum* Fuhrmann, 1916 (**57**) ; *C. parasquamosum* Bychowskaya et al., 1970 (**57**).

Les Troglotremadidae et Nanophyetidae à cercaires microcerques ont une chétotaxie caudale identique (fig. 29, C) ; leur chétotaxie acétabulaire permet de les différencier.

f) Famille des Nanophyetidae.

Les Nanophyetidae ont deux cycles acétabulaires composés de 6 S_I et 6 S_{II} (fig. 26, G).

— Cercaires connues : *Skrjabinophyetus neomydis* Dimitrova et Genov, 1967 (**15**) ; *Skrjabinophyetus soricis* Jourdane, 1973 (**15**).

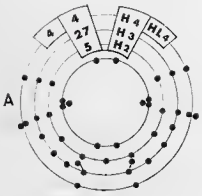
g) Famille des Troglotremadidae.

Les Troglotremadidae ont trois cycles acétabulaires : 3 S_I, 9 S_{II}, 6 S_{III} (fig. 25, F).

— Cercaire connue : *Nephrotrema truncatum* (Leuckart, 1842) (**15**).

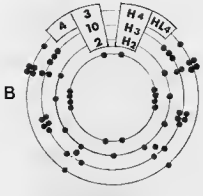
Source : MNHN, Paris

ZOOGONIDAE



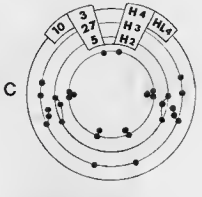
Diplterostomum

OPECOELIDAE



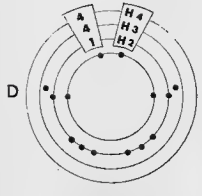
Cainocreadium

RHODOMETOPE



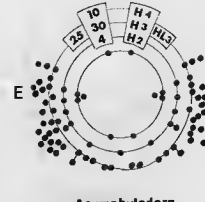
Cercoria doricha

GORGODERIDAE



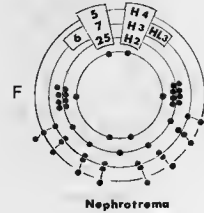
Gorgoderina

MONORCHIIDAE



Asymphylodora

TROGLOTREMATIDAE



Nephrotrema

Source : MNHN, Paris

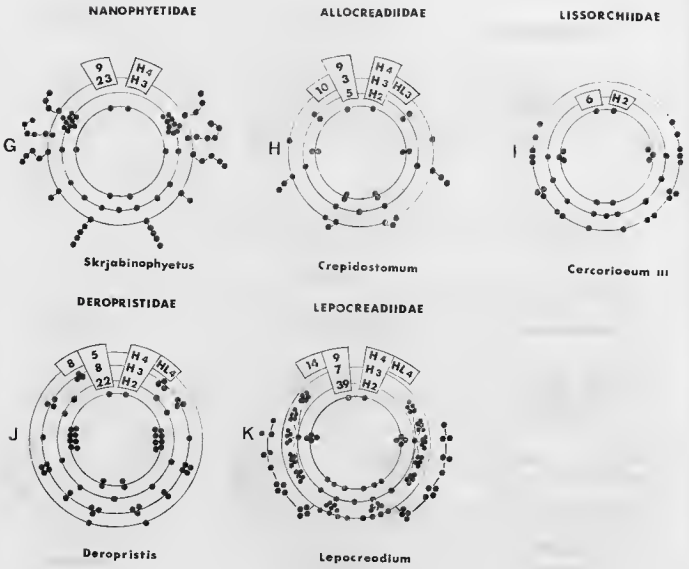


FIG. 24. — Alloereadiata, soies céphaliques.

Source : MNHN, Paris

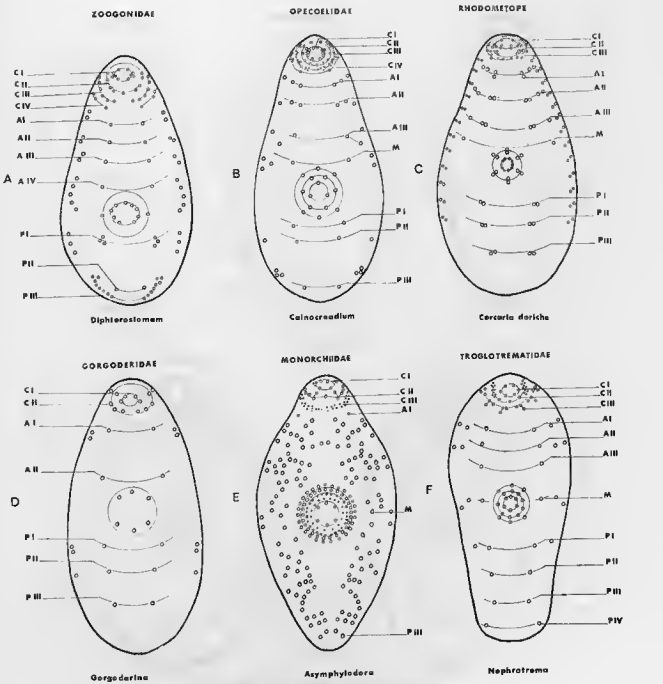


FIG. 25. — Allocreadiata, soies somatiques ventrales et latérales (1).

Source : MNHN, Paris

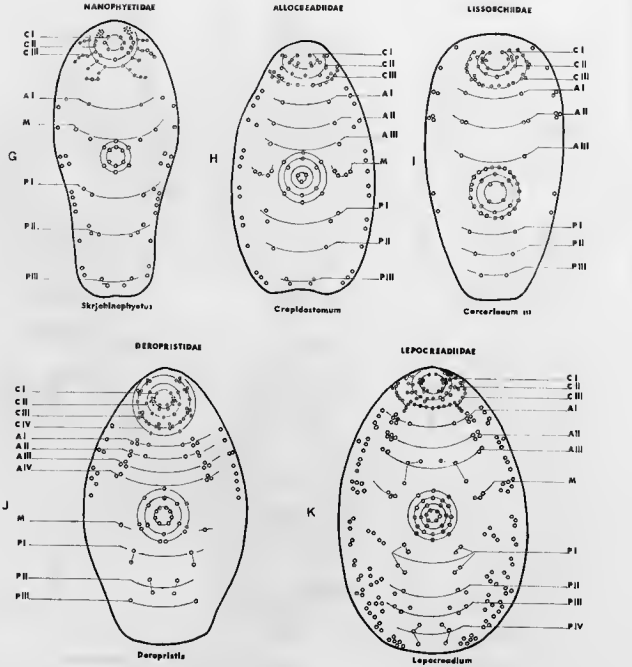


FIG. 26. — Allocreadiata, soies somatiques ventrales et latérales (2).

Source : MNHN, Paris

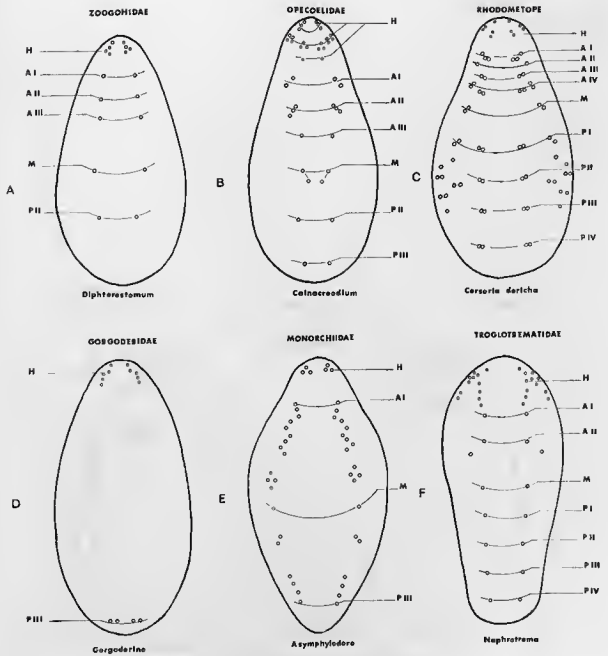


Fig. 27. — Allocreadiata, soies somatiques dorsales (1).

Source : MNHN, Paris

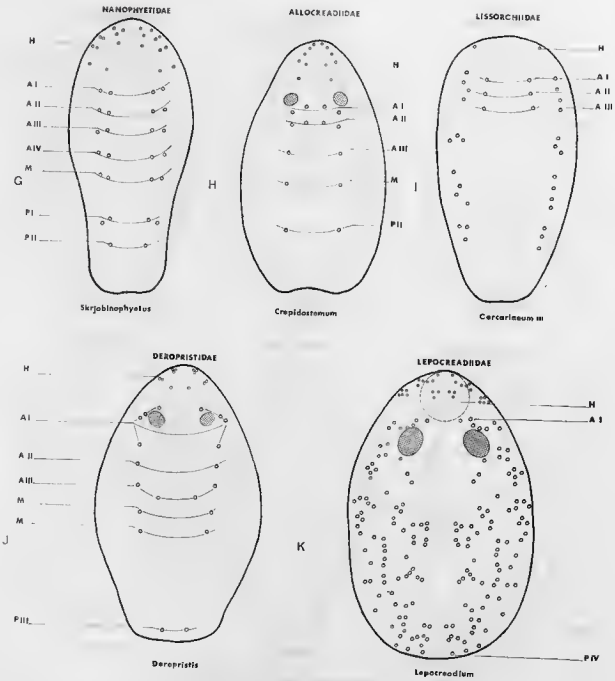


FIG. 28. — Allocreadiata, soies somatiques dorsales (2).

Source : MNHN, Paris

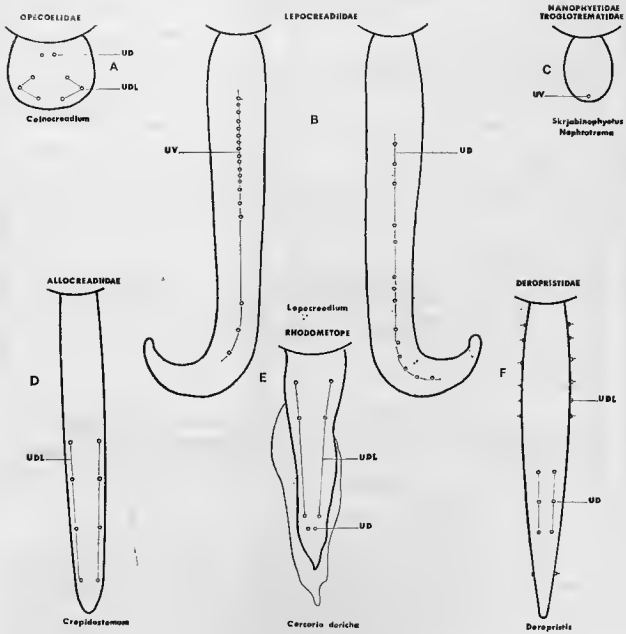


FIG. 29 — Allocreadiata, soies caudales.

Source : MNHN, Paris

FIG. 30. — Allocreadiata, caractères chétotaxiques principaux.

Source : MNHN, Paris

h) Famille des Allocreadiidae.

Les Allocreadiidae sont les seuls Allocreadiata à posséder deux papilles A_1D internes par rapport aux axes de papilles dorsales (fig. 28, H).

— Cercaires connues : *Crepidostomum* sp. 1 Richard, 1971 (**80**) ; *Crepidostomum* sp. 2 Richard, 1971 (**80**) ; *Macrolecithus papilliger* Rees, 1968 (**55**).

i) Famille des Lissorchiidae.

Les Lissorchiidae ne sont actuellement connus que par des schémas d'un seul spécimen de trois cercaires différentes ; les figures sont suffisantes pour que l'on y reconnaisse les caractères bien typiques d'Allocreadiata, mais il reste actuellement difficile de discerner les caractères particuliers à la famille (fig. 24, 26, 28, I).

— Cercaires connues : *Cercariaeum* I, II, II Duncan & de Giusti, 1976 (**36**).

j) Famille des Deropristiidae.

Les Deropristiidae ont une chétotaxie caudale plus complexe que celle des autres Allocreadiata, avec des papilles latérales dans la moitié antérieure de la queue et à l'extrémité terminale, et des papilles dorsales dans la moitié postérieure de la queue (fig. 30, F).

— Cercaires connues : *Deropristis inflata* (Molin, 1858) (**17**) ; « *Allocreadium* » *ictaluri* (Pearse, 1924) (**89**).

k) Famille des Lepocreadiidae.

Les Lepocreadiidae sont les seuls Allocreadiata à posséder de nombreuses papilles médiodorsales et médioventrales caudales (fig. 29, B).

— Cercaire connue : *Lepocreadium album* Stossich, 1890 (**17**).

Ordre des Opisthorchida (fig. 31-35).

Il comprend deux sous-ordres : les Opisthorchiata et les Hemiurata.

A l'exception de la description vraisemblablement partielle d'une cercaire d'Hemiurata : *Genarchella genarchella* Travassos et coll., 1928, par Szidat, 1956 (**101**), nous ne possédons aucun renseignement sur l'appareil sensillaire des Hemiurata.

Sous-ordre des Opisthorchiata (fig. 31-35).

Les Opisthorchiata ont une chétotaxie corporelle très caractéristique : les papilles ventrales sont disposées selon quatre axes longitudinaux ; à chaque intersection avec une commissure transversale, on trouve très généralement une seule papille (fig. 32, A-F ; 33, B).

Nous connaissons une seule exception, celle d'*Opisthorchis lomeensis*, dont le corps très élargi a des papilles repoussées sur les côtés (fig. 33, A). Ce caractère ne se rencontre ni chez les Plagiorchiata qui ont des papilles ventrales disposées selon deux axes longitudinaux, ni chez les Allocreadiata dont les cercaires ont six axes ; quelques Allocreadiata possédant 10 ou 12 axes ont 4 axes de papilles ventrales, mais, dans ce cas, aux intersections avec les commissures transversales, on trouve généralement des groupes de 2 à 4 papilles.

Les Opisthorchiata ont une chétotaxie caudale portant 2 à 5 paires de papilles dorsales ou dorsolatérales (fig. 35, A-F).

Les Opisthorchiata à deux paires de papilles caudales dorsales ou dorso-latérales ne peuvent se confondre ni avec les Plagiorchiata, qui n'ont jamais plus d'une paire de papilles caudales, ni avec les Allocreadiata, à queue bien développée, qui ont toujours un minimum de quatre paires de papilles.

Source : MNHN, Paris

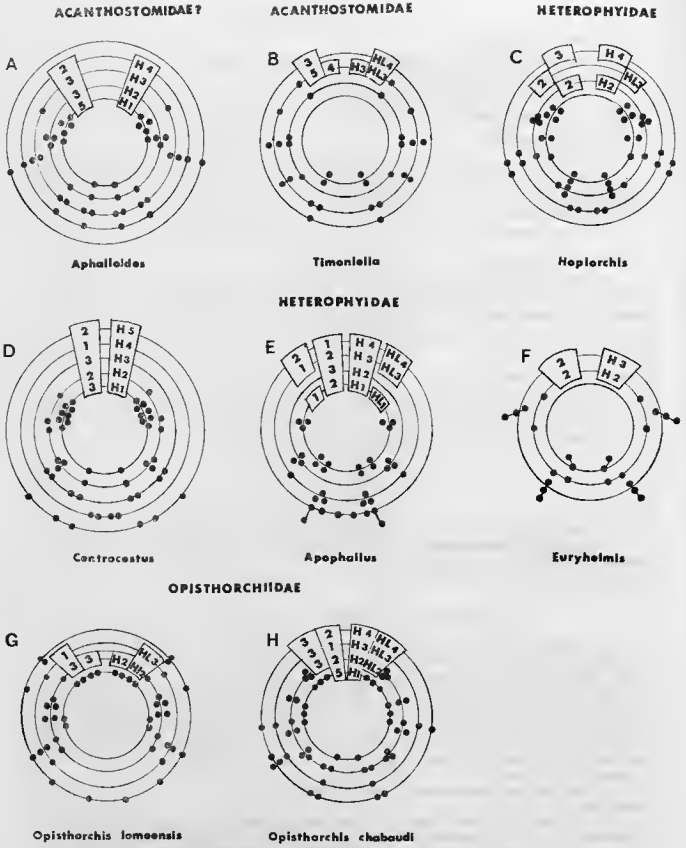


FIG. 31. — Opisthorchiata, soies céphaliques.

Source : MNHN, Paris

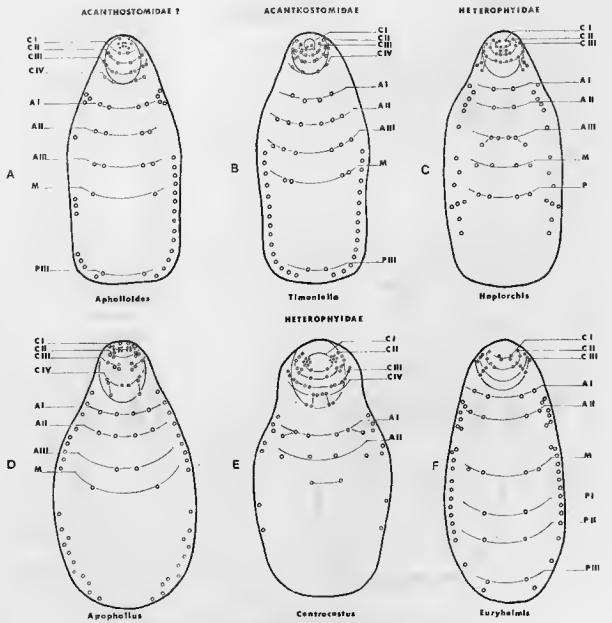


FIG. 32. — Opisthorchiata, soies somatiques ventrales et latérales (1).

Source : MNHN, Paris

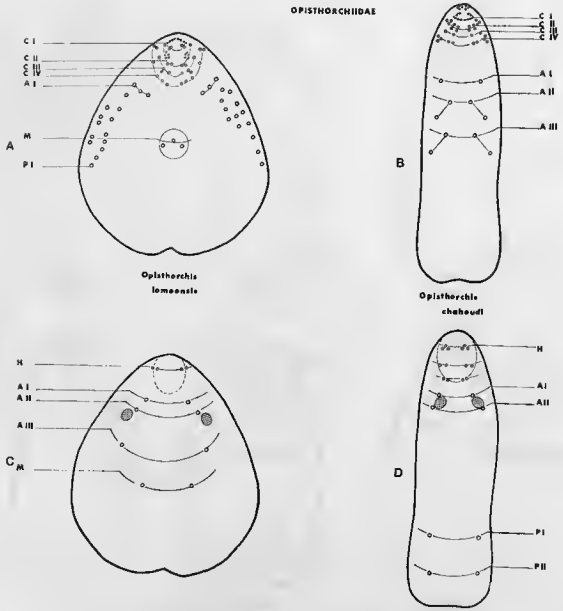


FIG. 33. — A)-B) Opisthorchiata, soies somatiques ventrales et latérales (2).
C)-D) Opisthorchiata, soies somatiques dorsales (2).

Source : MNHN, Paris

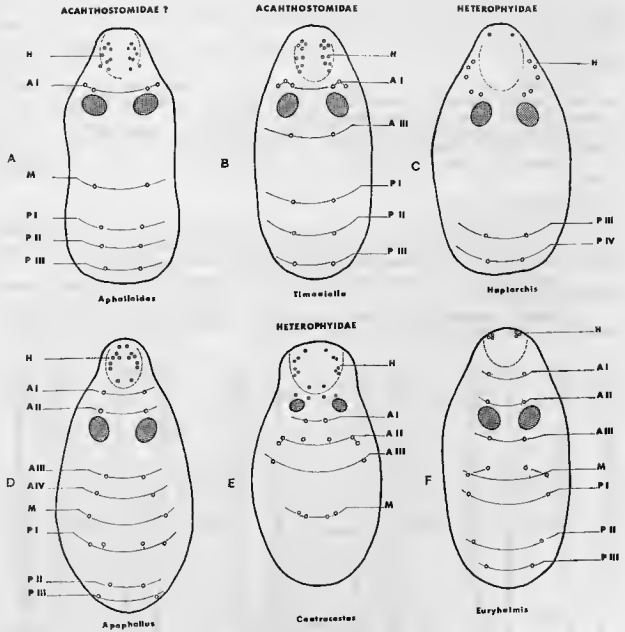


FIG. 34 — Opisthorchiata, soies somatiques dorsales (1).

Source : MNHN, Paris

Odening 1973 a décrit avec cinq paires de papilles caudales, dont une paire disposée sur un axe médian, la chétotaxie de deux cercaires d'Opisthorchiata : *Apophallus donicus* (Skrjabin and Lindtrop, 1919) et *A. muehlingi* (Jaegerskioeld, 1899) (**75**).

Une telle disposition ne se rencontre ni chez les Plagiorchiata, ni chez les Allocreadiata.

Les Opisthorchiata à 4 paires de papilles ont une chétotaxie identique à celle d'une famille d'Allocreadiata : les Allocreadiidae ; toutefois, les Opisthorchiata ont un pore caudal qui s'imprègne, tandis que les Allocreadiidae n'en ont pas.

Les Opisthorchiata ont une chétotaxie céphalique qui les différencie des Plagiorchiata et des Allocreadiata.

Deux familles sur les trois que nous connaissons n'ont pas de papille C_1 dorsale (fig. 31, A-F). Une famille a trois ou quatre C_1 dorsales (fig. 31, G-H). Nous rappelons que les Plagiorchioidea ont 2 papilles C_1 dorsales et que les Allocreadiata en ont une.

La chétotaxie des Opisthorchiata est connue pour trois familles : les Acanthostomidae, les Heterophyidae et les Opisthorchiidae (fig. 31-35).

La chétotaxie caudale ne permet pas de séparer ces trois familles. La chétotaxie céphalique le permet.

a) Famille des Acanthostomidae .

Les Acanthostomidae (fig. 31, B) ont un premier cycle céphalique très réduit ; il est dépourvu de papille dorsale ; les papilles C_1 latérales sont absentes, mais, à leur emplacement, on peut trouver des éléments argyrophiles. dont la morphologie est différente de celle des papilles habituelles.

— Cercaires connues : *Acanthostomum imbutiforme* (Molin, 1859) (**19, 67, 68**) ; *Timoniella praeteritum* Looss, 1901 (**19**).

— Cercaire attribuée à la famille des Acanthostomidae : *Aphalloides coelomicola* Dollfus, Chabaud, Golvan, 1957 (fig. 31, A) (**19**).

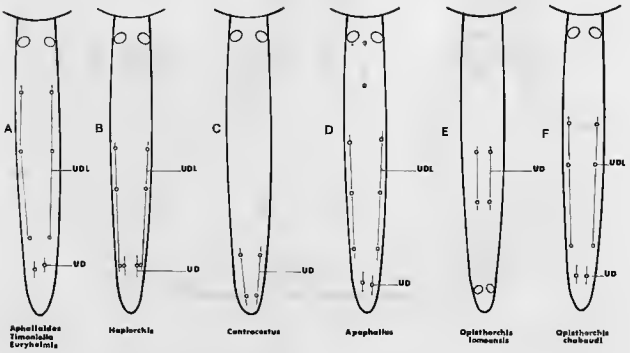


Fig. 35. — Opisthorchiata, soies caudales.

Source : MNHN, Paris

b) Famille des Heterophyidae.

Les Heterophyidae (fig. 31, C-F) ont un premier cycle céphalique pourvu de papilles ventrales et latérales, à l'exception de la cercaire d'*Euryhelmis*, qui ne possède pas de papille latérale. Aucun Heterophyidae n'a de papille C1 dorsale.

— Cercaires connues : *Euryhelmis squamula* (Rudolphi, 1819) (**30**) ; *Haplorchis pumilio* (Looss, 1896 (**22**) ; *H. taichui* (Nishigori, 1924) (**11**) ; *Apophallus donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919) (**75**) ; *A. muehlingi* (Jägerskioeld, 1899) (**75**) ; *Centrocestus formosanus* Nishigori, 1924 (**11**) ; *Centrocestus* sp. Bayssade-Dufour, Albaret et Ow-Yang, 1978 (**11**).

c) Famille des Opisthorchiidae.

Les Opisthorchiidae ont trois ou quatre papilles C1 dorsales par hémicycle, et ceci les différencie des Acanthostomidae et des Heterophyidae, qui n'en ont pas (fig. 31, G, H).

— Cercaires connues : *Clonorchis sinensis* (Cobbold, 1875) (**13**) ; *Opisthorchis chabaudi* Bourgat et Kulo, 1977 (**13**) ; *O. lomeensis* Bourgat et Combes, 1975 (**13**).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

III. — CONFRONTATION DES DONNÉES AVEC LES DIFFÉRENTES CLASSIFICATIONS ACTUELLES — CONCORDANCES OU DISCORDANCES ENTRE LES CARACTÈRES CHETOTAXIQUES ET LE SYSTÈME DE CLASSIFICATION DE LA RUE — CLASSIFICATION PROPOSÉE.

Les travaux traitant de la classification des Digènes peuvent être répartis en 2 catégories :

— La plupart des auteurs admettent l'homogénéité générale de l'ensemble mais répartissent les Digènes en un nombre élevé d'ordres équivalents, énumérés les uns à la suite des autres, sans se hasarder aux considérations phylétiques. Le travail le plus élaboré et le plus moderne à ce point de vue est celui d'Odening, 1974.

— A ces classifications s'opposent celles de La Rue, 1926 puis 1957 ; cette dernière est détaillée par Joyeux et Baer, 1961 : les Digènes y sont divisés en deux grands super-ordres : Anepitheliocystidia et Epitheliocystidia, eux-mêmes divisés en 2 ou 3 ordres. Ce système implique donc des hypothèses précises sur la phylogénie et les affinités réciproques des différentes superfamilles que les autres auteurs évitent, en élevant, le plus souvent, chaque superfamille au niveau d'un ordre indépendant.

Le travail de La Rue 1957 est fondé avant tout sur l'appareil excréteur des cercaires et ne tient pas compte de l'appareil nerveux. Il paraît donc important d'examiner dans quelle mesure les caractères chétotaxiques confirment ou ne confirment pas les notions établies par La Rue.

A) Anepitheliocystidia — Epitheliocystidia.

La Rue divise les Digènes en 2 super-ordres : les Anepitheliocystidia, qui conservent leur vessie excrétrice primitive, et les Epitheliocystidia, qui ont une vessie excrétrice primaire entourée, puis remplacée par une couche de cellules dérivées du mésoderme ; la vessie définitive possède, par conséquent, une paroi épithéliale épaisse.

A cette division, de nombreux auteurs et, en particulier, Odening, 1961, opposaient une division en Sporocystoinei, dont les cercaires naissent dans des sporocystes, et Redioinei, dont les cercaires naissent dans des rédies.

Plusieurs constatations chétotaxiques vont à l'encontre de cette division fondamentale en Sporocystoinei et Redioinei :

1) Les Clinostomoidea (Redioinei) paraissent plus évolués que les autres Strigeata, mais ont de fortes affinités avec les Schistosomatoidea et les Strigeoidea : Sporocystoinei (fig. 7 et 8).

2) Les Fellodistomoidea : Sporocystoinei ont une chétotaxie proche de celle des Echinostomata : Redioinei (fig. 13-18) et très différente de celle des Strigeida, qui, à l'exception des Clinostomes, sont des Sporocystoinei.

3) De la même façon, Bayssade-Dufour et Maillard (1974) ont montré que les Zoogonidae et Opocoelidae : Sporocystoinei ont une chétotaxie d'Allocreadiata : Reidoinei, et non de Plagiorchiata : Sporocystoinei. Chez les Allocreadioidea, il y a passage graduel entre les familles primitives, qui font

Source : MNHN, Paris

transition avec les Plagiorchioidea et naissent dans des sporocystes, et les familles à chétotaxie plus complexe, qui naissent dans des rédies (fig. 30).

La chétotaxie confirme donc le caractère primitif des Sporocystoinei par opposition au caractère plus évolué des Redioinei, mais montre clairement qu'il s'agit d'un passage progressif s'effectuant à l'intérieur de plusieurs lignées homogènes.

Odening lui-même, en 1974, abandonne cette division fondamentale, telle qu'il l'avait proposée en 1961.

Au contraire, la division proposée par La Rue en Anepitheliocystidia et Epitheliocystidia apparaît immédiatement dans la chétotaxie, puisque, sauf adaptations particulières, dans le premier groupe, les queues portent de très nombreuses soies, alors que, dans le second groupe, le nombre de soies et d'axes qui portent les soies est toujours très réduit (fig. 5).

B) Ordre des Strigeida.

La Rue admet quatre sous-ordres :

— *Strigeata.* La chétotaxie confirme totalement l'homogénéité des Strigeata (Strigeoidea, Clinostomoidea, Schistosomatoidea) ; elle semble indiquer simplement que la chétotaxie se spécialise dans l'ordre : Schistosomatoidea, Strigeoidea, Clinostomoidea (fig. 6-10, B-G).

— *Azygiata.* Les renseignements chétotaxiques que nous possédons sont insuffisants et permettent seulement de voir qu'il s'agit d'un Strigeida très particulier. Rien n'oppose donc ce que nous connaissons de la chétotaxie à la classification de La Rue (fig. 6-10, H).

— *Cyclocoelata.* Chétotaxie inconnue.

— *Brachylaimata.* La Rue y place trois superfamilles : Brachylaimoidea, Fellodistomoidea et Bucephaloidea.

La chétotaxie d'une cercaire de Bucephaloidea par Bayssade-Dufour et Maillard, 1975, indique qu'il s'agit d'un groupe proche des Strigeata, mais très particulier. Les cercaires, très spécialisées pour certains éléments (bouche ventrale, queue très complexe) ont une chétotaxie qui reste néanmoins proche de celle de la cercaire primitive hypothétique de J. Richard.

Par ailleurs, cette chétotaxie est totalement distincte de celle des deux autres superfamilles : Fellodistomoidea et Brachylaimoidea (fig. 36-37).

La chétotaxie ne justifie donc pas le maintient d'un taxon de rang très élevé séparant les Bucéphales de tous les autres Digènes. Les caractères originaux du groupe méritent néanmoins, à notre avis, à l'intérieur de l'ordre des Strigeida, qui ont, eux aussi, un appareil sensoriel de type primitif, la reconnaissance d'un sous-ordre particulier.

La chétotaxie des Fellodistomoidea est facile à interpréter, car elle est proche de celle des Echinostomata ; en effet, chez les Gymnophallidae, comme chez les Fellodistomidae, la papille ventrale du cycle C_t est interne et la queue porte deux axes dorsaux de papilles ; au contraire, la papille C_tV des Strigeida est externe et les axes de papilles caudales sont nombreux. Nous sommes donc amenée à retirer les Fellodistomoidea de l'ordre des Strigeida et à les considérer comme un sous-ordre particulier de Echinostomida.

Le sous-ordre des Brachylaimata de La Rue se trouve donc réduit aux seuls Brachylaimoidea.

Comme dans tous les cycles terrestres, les cercaires ont un système sensoriel réduit et d'interprétation difficile.

Nous pouvons noter seulement qu'il s'agit d'un Anepitheliocystidia, qui ne peut être rapproché des Echinostomida, car le cycle C_t est complet et n'a pas de papille interne, et l'acétahulum, avec ses trios cycles pourvus de nombreuses papilles, n'évoque pas celui des Echinostomida. Nous n'avons donc aucun argument particulier pour préciser ses affinités zoologiques et aucune raison de modifier les conclusions de La Rue, qui en fait un sous-ordre des Strigeida.

Source : MNHN, Paris

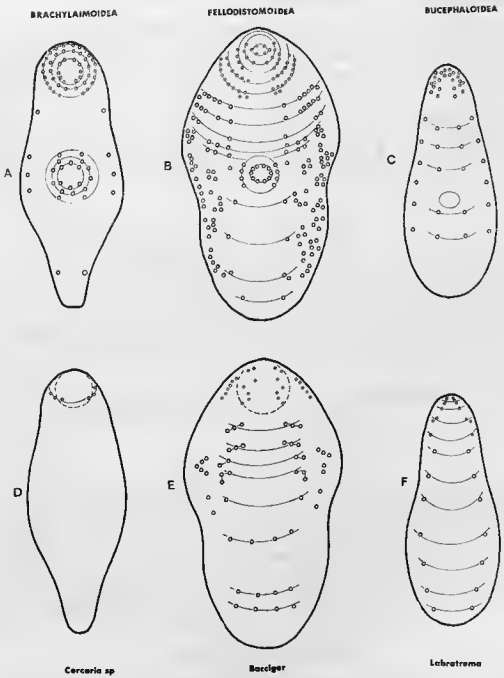


Fig. 36. — Chétotaxie comparée d'un Brachylaimoides, d'un Fellodistomoidea et d'un Bucephaloidea ; A, B, C, soies céphaliques et somatiques, ventrales et latérales ; D, E, F, soies céphaliques et somatiques dorsales.

Source : MNHN, Paris

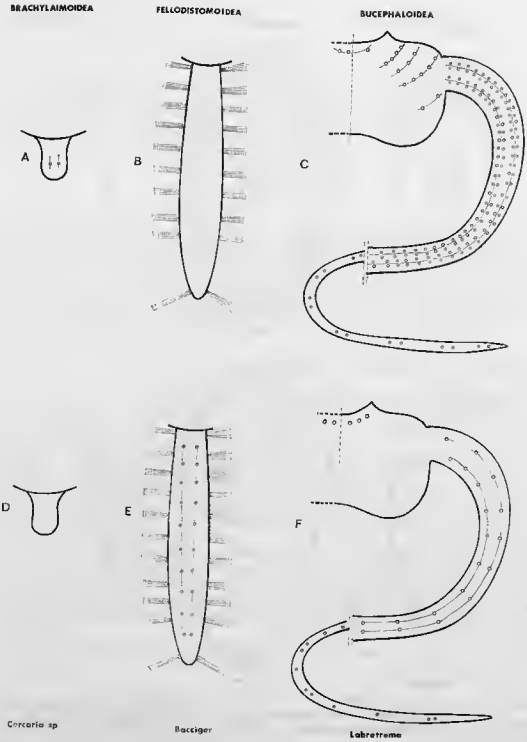


FIG. 37. — Chétotaxie comparée d'un Brachylaimoidea, d'un Fellodistomoidea et d'un Bucephaloidea ; A, B, C, soies caudales ventrales et latérales ; D, E, F, soies caudales dorsales.

Source : MNHN, Paris

C) Ordre des Echinostomida.

La Rue y admet les deux sous-ordres des Echinostomata et des Paramphistomata, auxquels nous ajoutons, comme il est indiqué plus haut, le sous-ordre des Fellodistomata (fig. 11-19).

La chétotaxie confirme en tous points les conclusions de La Rue, puisque la chétotaxie des 2 sous-ordres : Echinostomata et Paramphistomata, a de nombreux points communs qui justifient leur rapprochement en un seul ordre, et des particularités suffisamment importantes pour distinguer chacun d'eux.

Au niveau des familles, nous sommes amenée à reconnaître l'individualité des Petasigerinae Mendheim 1940, et même, à leur conférer le rang d'une famille.

La Rue a divisé les Paramphistomata en 2 superfamilles : Paramphistomoidea et Notocotyloidea, mais nous n'avons actuellement aucune chétotaxie pour ces derniers.

D) Ordre des Renicolida.

Les cercaires de la famille des Renicolidae se sont révélées avoir une chétotaxie totalement hétérogène : d'une part, les xiphidio-cercaires, telles que celle de *Renicola roscovita*, ont une chétotaxie tout à fait typique de Plagiorchioidea ; l'espèce-type, *R. pinguis*, étant proche de *R. roscovita*, la famille des Renicolidae passe donc dans la superfamille des Plagiorchioidea. D'autre part, les cercaires rhodométopes, telles que *Cercaria doricha pigmentata*, se sont révélées avoir une chétotaxie d'Allocreadioidea (Bayssade-Dufour, 1974), assez proche de celle des Dicropristiidae et des Lepocreadiidae.

Les cercaires rhodométopes doivent donc être extraites de la famille des Renicolidae, et lorsque les adultes auront été obtenus expérimentalement, il sera nécessaire de créer une nouvelle famille d'Allocreadioidea.

L'ordre des Renicolida, constitué pour partie d'une famille de Plagiorchioidea et pour partie d'une famille d'Allocreadioidea, doit donc disparaître (fig. 38).

E) Ordre des Plagiorchiida.

La Rue oppose l'ordre des Plagiorchiida à celui des Opisthorchiida, en se fondant sur l'absence de vaisseaux excréteurs caudaux chez les premiers, et leur présence, durant l'ontogénèse chez les seconds.

La chétotaxie montre de grandes analogies dans les papilles caudales entre les deux groupes.

Cependant, les Opisthorchiida (ou, tout au moins, les Opisthorchiata, puisque nous ne pouvons traiter des Hemiurata) ont des caractéristiques bien nettes (0, 3 ou 4 papilles C_tD, et non la structure plus primitive 1 ou 2 papilles C_tD, soies acétabulaires absentes ou peu nombreuses, dédoublement presque constant des papilles antéacétabulaires ventrales). Nous n'avons donc aucune raison décisive pour justifier une modification de la classification de La Rue et admettons la validité de l'ordre des Opisthorchiida.

1) *Sous-ordre des Plagiorchiata.*

La Rue admet deux superfamilles dans les Plagiorchiida : les Plagiorchioidea et les Allocreadioidea.

Cette division se retrouve aisément au niveau de la chétotaxie de ces deux superfamilles mais elle se révèle très hétérogène au niveau des familles les composant.

Ainsi, à l'intérieur des Plagiorchioidea, la chétotaxie des Microphallidae — absence du cycle C_t — est bien différente de celle des Plagiorchidae ; celle des Dicrocoelidae est très modifiée par l'adaptation à la vie terrestre.

Source : MNHN, Paris

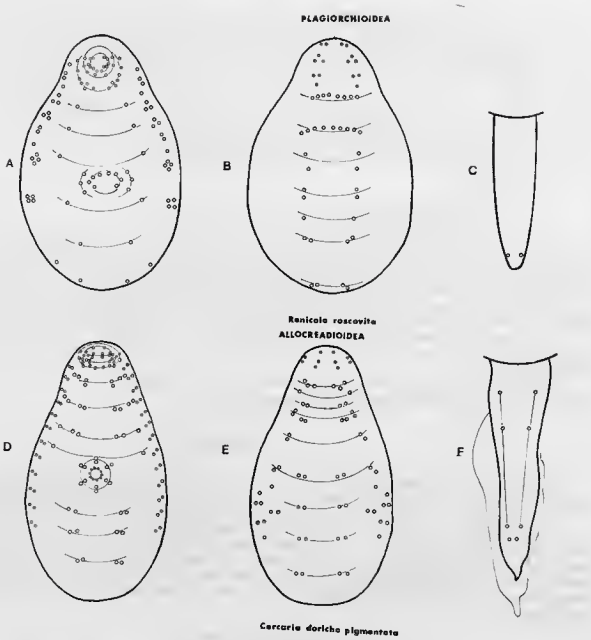


FIG. 38. — Chétotaxie comparée de *Renicola roscovita* Renicolidae ; A, B, C, et *Cercaria doricha pigmentata* Rhodométope, D, E, F ; A, D, soies céphaliques et somatiques ventrales et latérales ; B, E, soies céphaliques et somatiques dorsales ; C, F, soies caudales dorsales.

Source : MNHN, Paris

De la même façon, dans la superfamille des Allocreadioidea de La Rue, nous trouvons des cercaires à chétotaxie relativement primitive : les Zoogonidae, à chétotaxie très complexe : les Depropristiidae et Lepocreadiidae et à chétotaxie très modifiée : les Gorgoderidae.

Nous pensons donc qu'il y a avantage à élever chacune des deux superfamilles de La Rue au niveau de sous-ordres. Par contre, actuellement, nous n'avons pas suffisamment de document pour scinder les Allocreadiata en plusieurs superfamilles, nous avons seulement constaté que le passage d'une famille à l'autre se manifeste par une complication progressive de la chétotaxie ; il nous semble plus aisé par contre de scinder les Plagiorchiata en trois superfamilles : Plagiorchioidea, Dicrocoelioidea et Microphalloidea.

En dehors de cette modification, qui ne met pas en cause les principes de la classification de La Rue, la chétotaxie montre un certain nombre de discordances mineures, qui entraînent quelques remaniements systématiques avec la classification de La Rue développée par Joyeux et Baer.

a) Le genre *Leptophallus* a été classé dans les Brachycoeliidae. La chétotaxie décrite par J. Richard confirme les travaux d'Odening, 1960 *a* et *b*, de B. Grabda-Kasubska, 1961-1963, qui placent ce genre dans les Plagiorchiidae.

b) Le genre *Renicola sensu stricto*, qui comprend les espèces à xiphidiocercaires, rentre, comme nous l'avons vu plus haut, dans le cadre des Plagiorchioidea (fig. 20-23).

c) La chétotaxie de *Mesocoelium manodi* indique que ce genre est très proche de *Dicrocoelium* (Bayssade-Dufour et Bourgat, 1975). Cette parenté avait fait l'objet de controverses, mais avait déjà été indiquée par Odhner, 1910, Sewell, 1920 et Thomas, 1965. Nous confirmons donc la place du genre *Mesocoelium* dans les Dicrocoelioidea (fig. 39).

d) La chétotaxie de cercaires de Lissorchiidae n'a pas été étudiée par des imprégnations argentiques. Duncan et De Giusti, 1976, ont donné des schémas approximatifs, mais très utilisables, des papilles sensorielles de trois espèces par l'étude de spécimens vivants.

La chétotaxie des cycles C_I et C_{III} et celle de l'acétabulum, montrent qu'il ne s'agit pas d'un Plagiorchiidae (Magath, 1917, Simer, 1929), mais d'un Allocreadioidea assez proche des Opecoelidae, ou des Zoogonidae — Monorchiidae comme le prévoyaient Van Cleave et Muller, 1932 et Cable *in* Smith, 1968.

Nous devons donc extraire la famille des Lissorchiidae des Plagiorchioidea, pour la placer parmi les Allocreadioidea.

e) Le genre *Macrolecithus* a été placé par Joyeux et Baer dans la famille des Macroderoididae (Plagiorchioidea). Lambert, 1972 a montré, par l'étude de la chétotaxie, qu'il s'agit en réalité d'un Allocreadiidae.

f) La chétotaxie confirme La Rue pour la place d'un genre proche de *Cephalotrema* : *Pseudocephalatrema pyrenaica* dans la famille des Lecithodendriidae (fig. 40). Yamaguti (1958 et 1971) le place dans la famille des Prosthogonimidae.

2) *Sous-ordre des Allocreadiata.*

La chétotaxie confirme de façon très précise l'individualité de ce groupe, tel qu'il apparaît dans la conception de La Rue. Les modifications que suggère la chétotaxie sont peu nombreuses et peu importantes.

a) Bayssade-Dufour et Maillard, 1974, ont montré que la chétotaxie du genre *Cainocreadium* est caractéristique des Opecoelidae et non des Allocreadiidae.

b) La chétotaxie de *Lepocreadium* (Lepocreadiinae) et celle de *Depropristis* (Depropristiinae) sont plus différentes qu'il n'est habituel pour deux genres appartenant à une même famille (Lepocreadiidae). La sous-famille des Depropristiinae mérite peut-être d'être élevée au rang de famille (fig. 30).

Source : MNHN, Paris

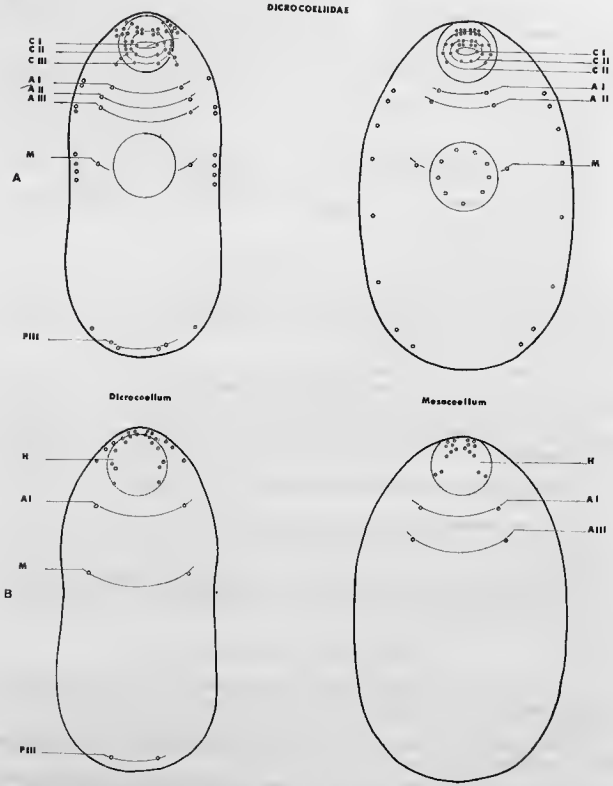


FIG. 39. — Chétatotaxie comparée de *Dicrocoelium hospes* et *Mesocoelium manodi* ; A, soies céphaliques et somatiques ventrales et latérales ; B, soies céphaliques et somatiques dorsales.

Source : MNHN, Paris

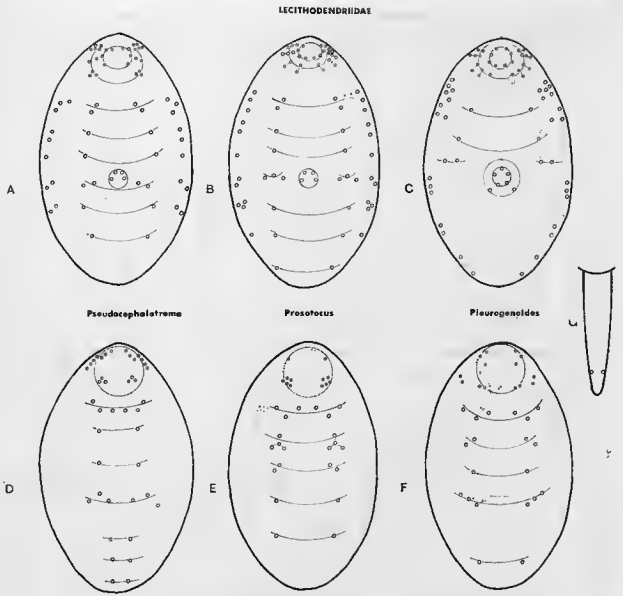


Fig. 40. — Chétotaxie comparée de *Pseudocephalotrema pyrenaica*, *Prosotocus fuelleborni* et *Pleurogenoides medians*, A, B, C, soies céphaliques et somatiques ventrales et latérales ; D, E, F, soies céphaliques et somatiques dorsales ; G, soies caudales dorsales.

c) La chétotaxie confirme la place, dans la superfamille des Allocreadioidea, du genre *Nephrotrema* et d'un genre proche de *Nanophyetus* : le genre *Skrjabinophyetus* (fig. 30, 41).

F) Ordre des Opisthorchiida.

La Rue a divisé les Opisthorchiida en deux sous-ordres : Opisthorchiata et Heniurata. Nous ne pouvons pas avoir d'opinion sur ce sujet, puisque nous connaissons très insuffisamment la chétotaxie des Hemiurata. En revanche, l'homogénéité de la superfamille des Opisthorchioidea, telle qu'elle est indiquée dans La Rue, ne soulève pas de difficultés au point de vue chétotaxique, sauf sur des points très secondaires.

Source : MNHN, Paris

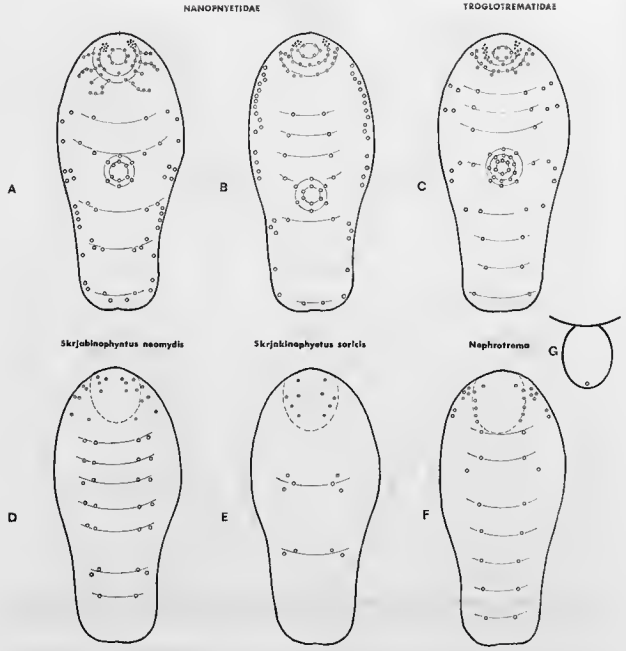


FIG. 41. — Chétotaxie comparée de *Skrjabinophyetus neomydis*, *Skrjabinophyetus soricis* et *Nephrotrema truncatum* ; A, B, C, soies céphaliques et somatiques ventrales et latérales ; D, E, F, soies céphaliques et somatiques dorsales ; G, soie caudale.

a) Le genre *Bacciger* est placé par Joyeux et Baer dans la famille des Cryptogonimidae. La chétotaxie d'une cercaire appartenant à ce genre démontre qu'il s'agit, en réalité, d'un Fellodistomoidea, conformément à ce qui est indiqué par la plupart des auteurs (Skrjabin, 1957, Yamaguti, 1971 et 1975).

b) Le genre *Aphalloides* est placé, avec quelques hésitations, dans les Cryptogonimidae par Dollfus et coll., 1957 et par Maillard, 1976.

Source : MNHN, Paris

La chétotaxie est inconnue chez les Cryptogonimidae, mais nous connaissons deux représentants de la famille voisine des Acanthostomidae : *Acanthostomum imbutiforme* et *Timoniella praeteritum* ; il y a de grandes analogies entre les chétotaxies d'*Aphalloides*, d'*Acanthostomum* et de *Timoniella*, ce qui vérifie approximativement le bien fondé de la place attribuée à *Aphalloides* (fig. 42).

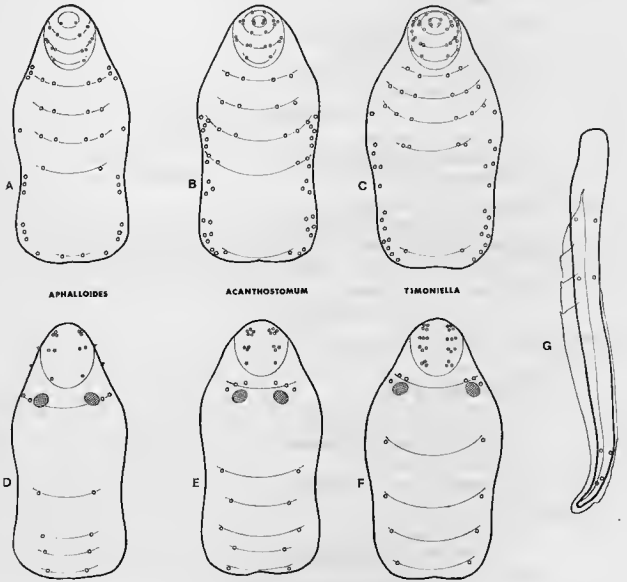


FIG. 42. — Chétotaxie comparée d'*Aphalloides coelomicola*, *Acanthostomum* imbutiforme et *Timoniella praeteritum* ; A, B, C, soies céphaliques et somatiques ventrales et latérales ; D, E, F, soies céphaliques et somatiques dorsales ; G, soies caudales communes aux trois espèces.

CLASSIFICATION PROPOSÉE

Si nous tenons compte des modifications que nous proposons ci-dessus, la classification générale des Digènes se présente donc de la façon suivante :

Source : MNHN, Paris

SUPER-ORDRE DES ANEPITHELIOCYSTIDIA

Ordre des Strigeida

Sous-ordre des Bucephalata
Superfamille des Bucephaloidea

Sous-ordre des Strigeata
Superfamille des Schistosomatoidea
Superfamille des Strigeoidea
Superfamille des Clinostomoidea

Sous-ordre des Azygiata
Superfamille des Transversotrematoidea

Sous-ordre des Brachylaimata
Superfamille des Brachylaimoidea

Ordre des Echinostomida

Sous-ordre des Fellodistomata
Superfamille des Fellodistomoidea

Sous-ordre des Echinostomata
Superfamille des Echinostomatoidea

Sous-ordre des Paramphistomata
Superfamille des Paramphistomoidea

SUPER-ORDRE DES EPITHELIOCYSTIDIA

Ordre des Plagiorchida

Sous-ordre des Plagiorchiata
Superfamille des Plagiorchioidea
Superfamille des Dicrocoelioidea
Superfamille des Microphalloidea

Sous-ordre des Allocreadiata
Superfamille des Allocreadioidea

Ordre des Opisthorchida

Sous-ordre des Opisthorchiata
Superfamille des Opisthorchioidea

Sous-ordre des Hemiurata
Superfamille des Hemiuroidea

Si l'on compare les conclusions systématiques auxquelles nous conduit l'étude de la chétotaxie avec le système de La Rue, nous pouvons constater une concordance presque parfaite. Les seules différences concernant des taxons de rang élevé sont :

— *la suppression de l'ordre des Renicolida.*

Cet ordre ne reposait que sur les confusions qui avaient été faites entre des Plagiorchioidea typiques et des cercaires que la chétotaxie rapproche des Allocreadioidea. Cet ordre disparaît également dans la classification d'Odening, 1974.

Source : MNHN, Paris

— le démantèlement du sous-ordre des Brachylaimata.

Parmi les trois superfamilles admises par La Rue, les Fellodistomoidea se rapprochent des Echinostomes, les Bucephaloidea constituent, comme l'admet également Odening, un groupe bien autonome, rattachable seulement à l'ordre des Strigeida ; il ne reste donc que les Brachylaimoidea, qui peuvent effectivement être interprétés comme des Strigeida terrestres, la cercaire de *Leucochloridiomorpha constantiae* faisant le lien avec les formes primitives aquatiques (Allison, 1943).

Les quelques divergences qui existent avec la classification de La Rue sont donc dues plutôt aux quelques renseignements qui manquaient à l'auteur à l'époque, qu'à de réelles différences.

Une telle convergence entre les conclusions résultant de l'étude de deux appareils aussi distincts que l'appareil excréteur et le système nerveux confirme très solidement le caractère naturel de la classification de La Rue et démontre en même temps, la valeur phylétique de l'ensemble.

La classification d'Odening, 1974, qui admet 14 ordres indépendants d'un rang équivalent, implique un très grand polyphylétisme des Digènes.

L'étude de la chétotaxie conduit à la conclusion inverse.

— Les Strigeida sont, à tous points de vue, les formes les plus primitives, mais il n'y a pas de hiatus brutal avec les Echinostomida : les Fellodistomata, en particulier, paraissent constituer un groupe de transition.

— La série Plagiorchiata, Allocreadiata, Opisthorchiata, montre également une chétotaxie progressivement plus évoluée, qui semble bien indiquer le monophylétisme du groupe.

Nous ne connaissons pas d'Epitheliocystidia à chétotaxie réellement primitive, mais il peut s'agir d'une grande lignée issue des Anepitheliocystidia, et il n'est pas nécessaire pour son interprétation de faire appel à un ancêtre totalement différent.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

IV. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Conformément à de nombreux auteurs dont Pearson, 1972, nous admettons que les Trématodes Digènes sont des parasites de mollusques, secondairement adaptés aux Vertébrés. Conformément à de nombreux invertébristes, nous admettons que l'appareil sensoriel constitue un système à évolution progressive, relativement peu sensible aux convergences et ayant donc une grande valeur systématique. C'est pourquoi nous pensons que l'étude de la chétotaxie des cercaires constitue la méthode de choix pour une meilleure compréhension des Trématodes digénétiques.

La thèse de J. Richard avait établi le bien-fondé de ces principes, par l'étude d'une cinquantaine de cercaires variées.

Sept ans plus tard, la connaissance de la chétotaxie de 172 cercaires nous paraît autoriser des conclusions encore plus précises à tous les niveaux de la systématique, depuis les variations infraspécifiques jusqu'à la division en super-ordres.

Ce travail montre l'évolution générale de l'appareil sensoriel et la phylogénie des Digènes ; cette évolution nous paraît conforme à ce qui a été établi par J. Richard.

Le seul élément que nous modifions par rapport à la chétotaxie de la cercaire primitive hypothétique qu'elle a proposée concerne les soies acétabulaires, qui nous paraissent primitivement absentes et ne s'établir que par capture de soies somatiques ventrales.

Nous analysons les caractères des 172 cercaires dont la chétotaxie est actuellement décrite (55 par J. Richard, 35 par nous-même, 82 par différents auteurs).

Nous tentons une classification générale et une définition des grandes unités systématiques jusqu'au niveau des superfamilles et parfois, lorsque les documents sont suffisants, jusqu'à des niveaux inférieurs, en nous fondant exclusivement sur la chétotaxie.

La classification obtenue apporte quelques innovations importantes concernant la place des Bucephalidae, la suppression des Renicolida, le démantèlement des Brachylaimata, mais elle concorde cependant remarquablement bien avec celle de La Rue, fondée sur l'appareil excréteur des cercaires.

Les quelques différences qui existent proviennent essentiellement de renseignements qui manquaient à l'auteur en 1957, plutôt que de réelles divergences. Nous en concluons que la classification de La Rue est naturelle et nous insistons sur le caractère relativement monophylétique de l'ensemble des Digènes, conclusions qui s'opposent aux classifications les plus modernes, dans lesquelles les auteurs admettent un grand nombre d'ordres indépendants.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SUMMARY AND CONCLUSIONS

THE SENSORY SYSTEM OF CERCARIAE AND THE SYSTEMATIC OF DIGENETIC TREMATODA

Along with numerous authors such as Pearson (1972), we believe that Digenetic Trematoda are parasites of Molluscs and secondarily adaptated to Vertebrata. Also in agreement with several specialists on Invertebrata, we believe that the sensory system shows a progressive evolution rarely resulting in convergences, and thus it has a great value for systematics. Thus we think that studies of the chaetotaxy of Cercariae may be an excellent method to gain a better understanding of Digenetic Trematoda.

J. Richard's thesis, in which about fifty Cercariae were studied, has shown the merits of this hypothesis.

Seven years after this work, knowledge of the chaetotaxy of 172 Cercariae permits more precise conclusions at every taxonomical level, from infra-specific variations to the separation of super-orders.

The present work concerns the general evolution of the sensory system and the phylogeny of Digenetic Trematoda.

The general evolution of the sensory system appears to correspond to the data of J. Richard. The only modification we propose to the primitive Cercaria scheme of this author concerns the acetabular setae. We think these setae are not primitive but established by the adaptation of ventral somatic setae.

Among the 172 Cercariae for which the chaetotaxy is now described, 55 were studied by J. Richard, 35 by us and 82 by various other authors.

Using only the chaetotaxy data, we propose a tentative general classification with definition of the highest taxa beginning at superfamily level (and at lower levels if enough data exist).

The classification thus obtained contains some important changes concerning the position of Bucephalidae, the suppression of the Renicolida, and the splitting of Brachylaimata. Nevertheless, this classification agrees closely to that of La Rue (1957) which was based on the excretory system of Cercariae.

Some differences appear between the two classifications, but they are due to a lack of data given by La Rue rather than to basic differences. Thus we conclude that La Rue's classification is a natural one and we emphasize the rather monophyletic nature of the Digenetic Trematoda. These conclusions are in opposition to the most recent classifications in which the authors retain a great number of independant orders.

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. — Albaret (J. L.), Bayssade-Dufour (Ch.), Guilhon (J.), Kulo (S. D.) et Picot (H.), 1978. — Cycle biologique de *Paramphistomum togolense* n. sp. (Trematoda, Paramphistomidae). *Ann. Parasit. hum. comp., 53* (5) : 495-510.

2. — Allison (L. N.), 1943. — *Leucochloridiomorpha constantiae* (Mueller) (Brachymaimidae) its life cycle and taxonomic relationships among digenetic Trematodes. *Trans. Amer. microsc. Soc., 62* : 127-168.

3 a. — Amegee (E. Y.) et Diaw (O. T.), 1974. — Description morphologique et chétotaxique d'une cercaire de Brachylaimoidea (Trematoda) : *Cercaria* sp., parasite de *Limicolaria aurora* (Mollusque Achatinidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3e sér., nº 313, Zool. 220 : 847-851.

3 b. — Balusek (J.), Vojtek (J.), 1973. — Beitrag zur kenntnis unserer Cerkarien. *Folia facultatis scientiarum naturalium universitatis purkynianae brunensis*. XIV. *Biologia 40* (6) : 3-43 (en tchèque).

4 a. — Basch (P. F.), 1969. — *Cotylurus lutzi* sp. n. Trematoda Strigeidae and its life cycle. *J. Parasit., 55* (3) : 527-539.

4 b. — Baturo (B.), 1977. — *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 and *Rhipidocotyle illense* (Ziegler, 1883) Trematoda, Bucephalidae : morphology and biology of developmental stages. *Acta parasit. polon., 24*, 20 : 203-220.

5. — Bayssade-Dufour (Ch.), 1973. — Chétotaxie de la cercaire rhodométope : *Cercaria doricha pigmentata* Wright, 1956. Hypothèse sur sa position systématique. *C. R. Acad. Sci. Paris, 276*, sér. D : 1189-1192.

6. — Bayssade-Dufour (Ch.), 1974 *a*. — Chétotaxie d'une cercaire de Trématode Cyathocotylidae du groupe « tetis ». *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 1973, 3e sér., nº 134, Zool. 98 : 705-711.

7. — Bayssade-Dufour (Ch.) 1974 *b*. — Chétotaxie de la cercaire rhodométope *Cercaria doricha pigmentata* Wright, 1956 (Trematoda). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3e sér., nº 204, Zool. 134 : 59-65.

8. — Bayssade-Dufour (Ch.), 1974 *c*. — Chétotaxie d'une cercaire de Brachylaimoidea (Trematoda). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3e sér., nº 204, Zool. 134 : 67-71.

9. — Bayssade-Dufour (Ch.), 1979. — Variations du système sensoriel de la cercaire de *Schistosoma mansoni*. Intérêt éventuel en épidémiologie. *Ann. Parasit. hum. comp.* (sous-presse).

10. — Bayssade-Dufour (Ch.), Albaret (J. L.), Graham-Kasubska (B.) et Kulo (S. D.), 1978. — Étude comparée des systèmes excréteurs et sensoriels des cercaires de *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) et *D. fischthalicus* Meskal, 1970 (Trematoda, Diplodiscidae). *Ann. Parasit. hum. comp., 53* (6) : 595-605.

11 a. — Bayssade-Dufour (Ch.), Albaret (J. L.) et Ow-Yang (O. K.), 1978. — Chétotaxie de trois cercaires d'Heterophyidae : *Haplorchis taichui* (Nishigori, 1924), *Centrocestus formosanus* Nishigori, 1924 et *Centrocestus* sp. *Ann. Parasit. hum. comp.* (sous presse).

11 b. — Bayssade-Dufour (Ch.), Albaret (J. L.), Picot (H.) et Deniau (M.), 1980. — Les organites argyrophiles superficiels des formes larvaires infestantes de *Schistosoma intercalatum*. *Ann. Parasit. hum. comp.* (sous-presse).

12. — Bayssade-Dufour (Ch.) et Bourgat (R.), 1975. — Chétotaxie de la cercaire et de la métacercaire de *Mesocoelium menodi*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3e sér., nº 313, Zool. 220 : 853-860.

13. — Bayssade-Dufour (Ch.), Dong Cham Kim, Albaret (J. L.) et Bourgat (R.), 1978. — Chétotaxie de trois cercaires d'Opisthorchiidae : *Opisthorchis chabaudi* Bourgat et Kulo, 1977, *Opisthorchis lomeensis* Bourgat et Combes, 1975 et ? *Clonorchis sinensis* (Cobbold, 1875) (Trematoda). *Ann. Parasit. hum. comp.* (sous presse).

14. — Bayssade-Dufour (Ch.) et Jourdane (J.), 1976. — Étude comparative de la chétotaxie cercarienne de *Pseudocephalotrema pyrenaica* Combes et Jourdane, 1969 et de deux espèces de Lecithodendriidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3e sér. nº 353, Zool. 246 : 67-70.

Source : MNHN, Paris

15. — Bayssade-Dufour (Ch.) et Jourdane (J.), 1976. — Chétotaxie cercarienne et position taxinomique de *Nephrotrema truncatum*, *Skrjabinophyetus neomydis* et *Skrjabinophyetus soricis*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, Zool. 246 : 71-79.

16. — Bayssade-Dufour (Ch.) et Lang (C.), 1973. — Chétotaxie d'une cercaire de Renicolidae : *Cercaria roscovita* Stunkard, 1932. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3e sér., nº 134, Zool. 98 : 713-718.

17. — Bayssade-Dufour (Ch.) et Maillard (C.), 1974. — Chétotaxie de quatre cercaires d'Allocreadioidea. *Ann. Parasit. hum. comp.*, *49* (5) : 521-554.

18. — Bayssade-Dufour (Ch.) et Maillard (C.), 1975. — Chétotaxie de *Labratrema lamirandi* (Carrère, 1937) Maillard, 1975, Bucephaloidea. Observations sur *Cercaria plumosa* Sinitzin, 1911. Fellodistomatoidea. Comparaison avec *Cercaria* sp. Bayssade-Dufour, 1974, Brachylaimoidea. Discussions sur le sous-ordre des Brachylaimata, La Rue, 1957 (Trematoda). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3e sér., nº 283, Zool. 193 : 39-67.

19. — Bayssade-Dufour (Ch.) et Maillard (C.), 1979. — Chétotaxie de *Timoniella praeteritum* (Looss, 1901). Comparaison avec celle d'*Acanthostomum imbutiforme* (Molin, 1859) (Trematoda, Acanthostomidae). Chétotaxie d'*Aphalloides coelomicola* Dollfus, Chabaud, Golvan, 1957 ; discussion sur sa position systématique. *Ann. Parasit. hum. comp.* (sous presse).

20. — Bayssade-Dufour (Ch.) et Marteau (M.), 1973. — Chétotaxie des cercaires de deux Trématodes Echinostomatinae : *Echinoparyphium acanlatum* Dietz, 1909 et *Moliniella anceps* (Molin, 1859). *Bull Mus. natn. Hist. Paris*, 3e sér., nº 134, Zool. 98 : 691-703.

21. — Bayssade-Dufour (Ch.) et Nassi, 1979. — Chétotaxie d'*Apatemon gracilifornis* Szidat, 1928 et *Petasiger carribensis* Nassi, 1980. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.* (en préparation).

22. — Bayssade-Dufour (Ch.) et Ow-Yang (C. K.), 1975. — The sensory receptors of two cercariae from Malaysia : *Trichobilharzia brevis* (Schistosomatidae) and *Haplorchis pumilio* (Heterophyidae) *The Southeast Asian J. Trop. Med. Pub. health*, *6* (3) : 338-342.

23. — Blair (D.), 1977. — A key to cercariae of British strigeoids (Digenea) for which the life cycles are known and notes on the characters used. *J. Helminth.*, *51* : 155-166.

24. — Bourgat (R.), Seguin (D.) et Bayssade-Dufour (Ch.), 1975. — Données nouvelles sur *Dicrocoelium hospes* Looss, 1907. Anatomie de l'adulte et cycle évolutif. *Ann. Parasit. hum. comp.*, *50* (6) : 701-714.

25. — Capron (A.), Deblock (S.), Biguet (J.), Clay (A.), Arbenis (L.) et Vernes (A.), 1965. — Contribution à l'étude expérimentale de la bilharziose à *S. hoematobium*. *Bull. Org. Mond. Santé*, *32* : 755-778.

26. — Chapman (H. D.) and Wilson (R. A.), 1970. — The distribution and fine structure of the integumentary papillae of the cercaria of *Himasthla secunda* (Nicoll). *Parasitology*, *61* : 216-227.

27. — Chatton (E.) et Lwoff (A.), 1930. — Imprégnation, par diffusion argentique, de l'infraciliature des Ciliés marins et d'eau douce après fixation cytologique et sans dessication. *C. R. Soc. Biol.*, *104* : 834-836.

28. — Combes (C.), 1968. — Biologie, écologie des cycles et biogéographie des Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, *51* : 1-195.

29. — Combes (C.), Bayssade-Dufour (Ch.) et Cassone (J.), 1976. — Sur l'imprégnation et le montage des cercaires pour l'étude chétotaxique. *Ann. Parasit. hum. comp.*, *51* (3) : 399-400.

30. — Combes (C.), Jourdane (J.) et Richard (J.), 1974. — Recherches sur le cycle biologique de *Euryhelmis squamula* (Rudolphi, 1819) parasite de *Neomys fodiens* dans les Pyrénées. *Z. Parasitkde.*, *44* : 81-92.

31. — Combes (C.) et Lambert (A.), 1972. — Évolution de l'appareil sensoriel au cours de la vie larvaire chez les Monogènes Polyopisthocotylea. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, *274* : 402-404.

32. — Combes (C.) et Lambert (A.), 1975. — La chétotaxie des larves nageantes des Polystomes européens (Monogenea). *Ann. Parasit. hum. comp.*, *50* (1) : 25-37.

33 a. — Dobrovolsky (A. A.), 1965. — Some new data on the life cycle of *Opisthioglypho ranae* Frölich, 1791 (Plagiorchidae). *Helminthologia*, *6* (3) : 205-221.

33 b. — Dubrovolsky (A. A.), 1971. — The life cycle of *Macrodera longicollis* (Abilgaard, 1788) Lühe, 1909 (Trematoda, Ochetosomatidae). *Vest. Leningradsk. Univers. Biol. 15* (3) : 9-20 (en russe).

34. — Dogba (K. M.), 1976. — Présence de *Schistosoma bovis* au Togo. *Ann. Univ. Bénin*, *2* (1) : 69-72.

35. — Dolfus (R. Ph.), Chabaud (A. G.) et Golvan (Y. J.), 1957. — Helminthes de la région de Banyuls. Nouveau distome *Aphalloides coelomicola* n. g. n. sp. de la cavité générale d'un *Gobius* d'eau saumâtre. *Ann. Parasit. hum. comp.*, *32* (1-2) : 28-40.

Source : MNHN, Paris

36 a. — Duncan (B. L.) and De Giusti (D. L.), 1976. — Three new Lissorchiid Cercariaea of the mutabile group from *Laevapex fuscus* (Adams, 1841) and *Ferrissia rivularis* (Say, 1917). *Helminth. Soc. Wash., 43* (1) : 1-9.

36 b. — Frier (B.) and Grigo (K. L.), 1976. — Observations on the cercaria and metacercaria of *Philophtalmus hegeneri* (Trematoda). *Trans. Amer. Micr. Soc., 95* (1) : 86-91.

37. — Gheracev (P. I.) and Dobrovolsky (A. A.), 1977. — The development of the bermaphrodite generation of *Astiotrema trituri* (Trematoda, Plagiorchiidae). *Parasitologicheskii Sbornik, Leningrad, 27* : 89-111 (en russe).

38. — Golvan (Y. J.), Comes (C.), Bayssade-Dufour (Ch.) et Nassi (H.), 1974. — Les cercaires de *Ribeiroia marini* (Faust et Hoffman, 1934), Trématode antagoniste de *Schistosoma mansoni* et provoquant la castration du Mollusque-hôte, vecteur de la bilharziose humaine. *C. R. Acad. Sci. Paris, 279*, sér. D: 405-408.

39. — Goodchild (C. G.), 1939. — *Cercaria donsercerca* n. sp. (Gorgoderid cercaria) from *Musculium portumeium* (Say). *J. Parasit., 25* (2) : 133-136.

40. — Gordon (R. M.), Davey (T. H.), Peaston (H.), 1934. — The transmission of human Bilharziasis in Sierra Leone, with an account of the life cycle of the Schistosomes concerned *S. mansoni* and *S. haematobium*. *Ann. Trop. Med. Parasit., 28* : 323-418.

41. — Grabda-Kasubska (B.), 1961. — A redescription of *Metaleptophallus gracillimus* (Lühe, 1909) Yamaguti, 1958 (Trematoda, Plagiorchiidae). *Acta Parasit. polon., 9* (1/9) : 101-107.

42. — Grabda-Kasubska (B.), 1963. — The life cycle of *Metaleptophallus gracillimus* Lühe, 1909) and some observations on the biology and morphology of developmental stages of *Leptophallus nigrovenosus* (Bellingham 1844). *Acta Parasit. polon., 11* (19/26) : 349-376.

43. — Grabda-Kasubska (B.), 1970. — Studies on the life history of *Haplotrema cylindracea* Zeder, 1800 (Trematoda, Plagiorchiidae). *Acta Parasit. polon., 18* (4/5) : 497-512.

44. — Hsu (K. C.), Lie Kian Joe and Basch (P. F.), 1968. — The life history of *Echinostoma rodriguesi* sp n. *J. Parasit., 54* (2) : 333-339.

45. — Hunt (J. S.), 1952. — The life history of *Gorgodera vivata* n. sp. *Diss. Univ. Michigan*. 149 pp.

46. — Jennings (J. B.) and Le Flore (W. B.), 1972. — The histochemical demonstration of certain aspects of cercarial morphologie. *Trans. Amer. micros. soc., 91* (1) : 56-62.

47. — Jeyrasasingam (U.), Heyneman (D.), Hok-Kan-Lim and Noshy Mansour, 1972. — Life cycle of a new echinostome from Egypt. *Echinostoma liei* sp. nov. (Trematoda, Echinostomatidae). *Parasitology, 65* : 203-222.

48. — Joyeux (Ch.) et Baer (J. G.), 1961. — Sous-classe des Digéniens. *Digenea* Van Beneden, 1858. *In* : Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie, Grassé.

49 a. — Khalifa (R.), 1972. — Studies on Schistosomatidae Looss, 1899 (Trematoda) of aquatic birds of Poland. I. On the life cycle of *Bilharziella polonica* Kowalewski, 1895, with a discussion of the sub-family Bilharziellinae Price, 1929. *Acta Parasit. polon., 20* (27) : 343-365.

49 b. — Knos (G. B.) and Short (R. B.), 1979. — Argentophilic papillae of *Schistosomatium douthitti* Cercariae (Trematoda : Schistosomatidae). *J. Parasit., 65* (3) : 350-356.

50. — Kgie (M.), 1971. — On the histochemistry and ultrastructure of the tegument and associated structures of the cercaria of *Zoogonoides viviparus* in the first intermediate host. *Ophelia, 9* (1) : 165-206.

51. — Kosupko (G. A.), 1969. — The morphological peculiarities of *Echinostoma revolutum* and *E. miyagawai* cercariae (en russe). *Trud. Vses. Inst. Helminth. Akad. K. I. Skrjabin, 15* : 159-165.

52 a. — Krasnolobova (T. A.), 1973. — Developmental cycles of *Plogiorchis fastuosus* Szidat, 1924 (en russe). *Folia parasitologica, Akad. Nauk. SSSR* : 86-96.

52 b. — Kruger (P. W.), 1978. — Chaetotaxic studies on some local furcocercous cercariae and their sporocysts. *B. Med. Sci.*, Thesis, University of Queensland, 54 pp. polycopiées.

53. — Krull (W. H.), 1935 *a*. — Some observations on the life history of *Brachylaemus virginiana* (Dickerson) Krull N., 1934. *Trans. Am. microsc. Soc., 54* : 118-134.

54. — Krull (W. H.), 1935 *b*. — Studies on the life history of *Panopistus pricei* Sinitzin, 1931. *Parasitology, 27* : 93-100.

55. — Lambert (A.), 1972. — Étude de quelques Plathelminthes parasites de Cyprinidae en Languedoc-Roussillon. Thèse Doct. Spécial., Montpellier, 1-133.

Source : MNHN, Paris

56. — Lameert (A.), 1978. Chétotaxie larvaire et phylogénie des Monogènes. IVe Congr. intern. Parasit. Varsovie, ICOPA IV.

57. — Lambert (M.), 1972. — Recherches sur la biologie des Trématodes dont *Bythinia tentaculata* (Mollusque prosobranche) représente le premier hôte intermédiaire dans la région de Montpellier. Thèse Doct. Spécial. Montpellier : 1-201.

58. — Langeron (M.), 1934. — Précis de microscopie, Masson Edit. : 1-1205.

59. — La Rue (G. R.), 1926. — Studies of the Trematoda Strigeidae (Holostomidae), nº III — Relationships. *Trans. Amer. Microsc. Soc., 45* : 265-281.

60. — La Rue (G. R.), 1957. — The classification of Digenetic Trematoda : a review and a new system. *Expl. Parasit., 6* : 306-344.

61. — Lie Kian Joe, 1966. — Studies on Echinostomatidae (Trematoda) in Malaya. XIII. Integumentary papillae on six species of Echinostome cercariae. *J. Parasit., 52* (6) : 1041-1048.

62 a. — Lie Kian Joe, 1967. — Studies on Echinostomatidae (Trematoda) in Malaya. XV. The life history of *Echinostoma murinum* (Tubangui, 1931). *Proc. Helm. Soc. Wash., 34* (2) : 139-143.

62 b. — Lie Kian Joe, and Basch (P. F.), 1966. — Life history of *Echinostoma barbosai* sp. n. Trematoda : Echinostomatidae. *J. Parasit., 52* (6) : 1052-1057.

63 a. — Lie Kian Joe and Bascu (P. F.), 1967. — The life history of *Echinostoma paraensei* sp. n. (Trematoda Echinostomatidae). *J. Parasit., 53* (6) : 1192-1199.

63 b. — Lie Kian Joe and Basch (P. F.), 1967. — The life history of *Paryphostomum segregatum* Dietz, 1909. *J. Parasit., 53* (2) : 280-286.

63 c. — Lie Kian Joe, Heyneman (D.), Jeyarasingam (U.) Noshy Mansour, Hong Fang Lee, Harry Lee and Kostanian (N.), 1975. — The life cycle of *Echinoparyphium ralphaudyi* sp. n. (Trematoda : Echinostomatidae. *J. Parasit., 61* (1) : 59-65.

63 d. — Lie Kian Joe and Nasemary (S.), 1973. — Studies on Echinostomatidae (Trematoda) in Malaysia. XVI. — The life history of *Echinostoma ilocanum* (Garrison, 1908). *Proc. Helm. Soc. Wash.*, nº 1 : 59-65.

64. — Logobeci (P.). — Documents inédits.

65. — Lynch (J. E.), 1933. — The miracidium of *Heronimus chelydrae* Mac Callum. *Quart. J. micr. Sci. London*, N. S., *76* : 13-33.

66. — Magath (F. B.), 1918. — The morphology and life history of a new trematode parasite *Lissorchis fairporti* n. g. n. sp. from buffalo fish *Ictiobus. J. Parasit., 4* (2) : 58-69.

67. — Maillard (C.), 1973. — Étude du cycle évolutif du Trématode : *Acanthostomum imbutiforme* (Molin, 1859), Gohar, 1934, parasite de *Morone labrax* (Linné, 1758). *Ann. Parasit. hum. comp., 48* (1) : 33-46.

68. — Maillard (C.), 1976. — Distomatoses de poissons en milieu lagunaire. Thèse Doct. État, Acad. Montpellier : 383 pp. polycopiées.

69. — Matricon-Gondran (M.), 1971. — Étude ultrastructurale des récepteurs sensoriels tégumentaires de quelques Trématodes Digénétiques larvaires. *Z. Parasitkde, 35* : 318-333.

70. — Mendheim (H.), 1940. — Beitrage zur Systematik und Biologie der Familie Echinostomatidae (Trematoda). *Nova acta leopoldina, 8* : 489-588.

71 a. — Mohandas (A.), 1971. — *Artyfechinostomum sufrartyfex* Lane, 1915, a synonym of *Echinostoma malayanum* Leiper, 1911 (Trematoda, Echinostomatidae). *Acta parasit. pol., 19* (32) : 361-368.

71 b. — Mohandas (A.), 1973. — Studies on the life-history of *Echinostoma ivaniosi* n. sp. *J. Helminth., 47* (4) : 421-438.

71 c. — Monod (R.), 1977. — Étude de l'helminthofaune des couleuvres du genre *Natrix* dans le sud de la France. Biologie et écologie de la progenèse chez les Digènes du genre *Paralepoderma*. Thèse de 3e cycle, Acad. Montpellier, 262 pp. polycopiées.

71 d. — Nassi (H.) et Bayssade-Dufour (Ch.), 1890. — Cycle biologique de *Clinostomum golvani* n. sp. (Trematoda, Clinostomidae) parasite larvaire de *Biomphalaria glabrata*, Mollusque vecteur de *Schistosoma mansoni* en Guadeloupe (en préparation).

71 e. — Nezvalová (J.), 1970. — Beitrag zur kenntnis der Cercarien aus südmähren *Spisy priodov. fak Univ. J. E. Purkyně v Brně 515* : 217-252.

72. — Odening (K.), 1960 *a*. — Zur Kenntnis einiger Trematoden aus Schlangen. *Zool. Anz., 165* (9/10) : 337-348.

Source : MNHN, Paris

73. — Odening (K.), 1960 *b*. — Das Exkretionssystem von *Leptophallus nigrovenosus* (Bellingham, 1844) (Trematoda, Plagiorchiata). *Mber. dt. Akad. Wiss. Berl., 2* (1) : 33-36.

74. — Odening (K.), 1961. — Historische und Moderne Gesichtpunkte beim Aufban eines natürlichen Systems der digenetischen Trematoden. *Biol. Beit., 1* (1) : 73-90.

75. — Odening (K.), 1973. — Der Lebenszyklus des Trematoden *Apophallus donicus* in Berlin im Vergleich zu *A. nuehlingi*. *Biol. Zbl., 92* (4) : 455-494.

76. — Odening (K.), 1974. — Verwandtschaft, System und zyklo-ontogenische Besonderheiten der Trematoden. *Zool. Jb. Syst., 101* : 345-396.

77. — Ohmer (T.), 1910. — Nordostafrikanische Trematoden, grössenteils vom Weissen Nil. 1. Fasciolidæ (von der Schweidischen Zoologischen Expedition gesammelt). Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and white Nile 1901. (Jägerskiöld). *Uppsala*, nº 23 a : 170 pp.

78. — Pearson (J. C.), 1972. — A phylogeny of Life-cycle Patterns of the Digenea. *Adv. Parasit., 10* : 153-189.

79. — Pustovar (H. C.), 1970. — On species differenciation of larvae on the family Echinostomatidae (en russe). *Parasitologiya, IV* (2) : 116-121.

80. — Richard (J.), 1971. — La chétotaxie des cercaires. Valeur systématique et phylétique. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, sér. A, Zool., *67* : 1-179.

81. — Richard (J.), 1976 *a*. — Essai de détermination par la chétotaxie du genre d'une cercaire de Microphallidae parasite de *Cerithium mediterraneum* Deshayes. *Ann. Parasit. hum. comp., 51* (1) : 37-40.

82. — Richard (J.), 1976 *b*. — Étude comparée de la répartition des cils chez deux cercaires de Microphallidae parasites d'*Hydrobia ulvae* : *Maritrema subdolum* Jaegerskiold, 1909 et *Maritrema linguilla* Jaegersk., 1909. *Bull. Soc. Neuchât. Sc. Nat., 99* : 11-17.

83. — Richard (J.), 1977. — Cercariae of Microphallidae : determination of the genera *Microphallus* Ward, 1901 and *Maritrema* Nicoll, 1907 according to chaetotaxy. *Parasitology, 75* : 31-43.

84. — Richard (J.) et Bartoli (P.), 1974. — Chétotaxie des cercaires de *Gymnophallus nereicola* Rebecq et Prévot, 1962 et *Gymnophallus fossarum* Bartoli, 1965 (Trematoda, Gymnophallidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 233 A, Zool. 157 : 845-853.

85. — Richard (J.) et Brygoo (E. R.), 1978. — Cycle évolutif du Trématode *Echinostoma caproni* Richard, 1964 (Echinostomatoidea). *Ann. Parasit. hum. comp., 53* (3) : 265-275.

86. — Richard (J.) et Prévot (G.), 1974. — Étude comparée de la répartition des cils chez quelques espèces de Microphallidae Travassos, 1920. *Z. ParasitKde, 43* : 71-88.

87. — Rhode (K.), 1977. — The bird Schistosome *Austrobilharzia terrigalensis* from the Great Barrier Reef, Australia. *Z. ParasitKde, 52* : 39-51.

88. — Sakamoto (K.) & Isrii (Y.), 1974. — Scanning electron microscope observations on miracidium, cercaria and cercarial papillar patterns of *Schistosoma japonicum*. *J. Parasit., 64* (1) : 59-68.

89. — Seitner (P. G.), 1951. — The life history of *Allocreadium ictaluri* Pearse, 1924 (Trematoda : Digenea). *J. Parasit., 37* : 223-244.

90. — Sewell (R. B. S.), 1920. — On *Mesocoelium sociale* (Lühe). *Rec. Indian Mus. Calcutta, 19* (3) : 81-95.

91. — Shigin (A. A.), 1968. — Contribution à la connaissance du cycle de développement et de la morphologie de la cercaire de *Diplostomum indistinctum* (Trematoda : Diplostomatidae). *Trud. gel'mint. Lab. Akad. Nauk SSSR, Moscou, 19* : 208-227 (en russe).

92. — Shigin (A. A.), 1969. — Sur le cycle de développement et la validité spécifique de *Diplostomum gobiorum* Shigin, 1965 (Trematoda : Diplostomatidae). *Trud. gel'mint. Lab. Akad. Nauk. SSSR, Moscou, 20* : 176-190 (en russe).

93. — Shigin (A. A.), 1973. — L'appareil sensoriel des cercaires du genre *Diplostomum* (Trematoda, Diplostomatidae), et son importance taxonomique. *Trud. Gel'mint. Lab. Akad. Nauk. SSSR, 23* : 186-195 (en russe).

94. — Short (R. B.) & Cartrett (M. L.), 1973. — Argentophilic papillae of *Schistosoma mansoni* cercariae. *J. Parasit., 59* (6) : 1041-1059.

95. — Short (R. B.) & Kuntz (M. L.), 1976. — Patterns of argentophilic papillae of *Schistosoma rodhaini* and *S. mansoni* cercariae. *J. Parasit., 62* (3) : 420-425.

96. — Simer (P. H.), 1929. — Fish trematodes from the lower Tallahatchie River. *Am. Midl. Nat., 11* : 563-588.

Source : MNHN, Paris

97. — Sinitzin (D. F.), 1905. — Distome des poissons et des grenouilles des environs de Varsovie. Matériaux pour l'histoire naturelle des Trématodes. *Mém. Soc. Nat. Varsovie*, Biol., *15* : 1-210.

98. — Skrjabin (K. I.), 1947 à 1978. — Les Trématodes de l'animal et de l'Homme. *Akad. Nauk. SSSR* (en russe). En XXVI tomes.

99 a. — Smith (R. J.), 1968. — Ancylid snail as first intermediate hosts of *Lissorchis mutabile* comb. n. (Trematoda : Lissorchiidae). *J. Parasit.*, *54* : 283-285.

99 b. — Stenko (R. P.), 1978. — Morphology of cercariae of *Paralepoderma brumpti* (Trematoda, Plagiorchiidae). *Parasitologia*, *12* (5) : 406-412 (en russe).

100. — Sweeting (R.), 1976. — An experimental demonstration of the life cycle of a *Diplostomulum* from *Lampetra fluviatilis* Linnaeus, 1758. *Z. ParasitKde*, *49* : 233-242.

101. — Szidat (L.), 1956. — Uber den Entwicklungszyklus mit progenetische Larvenstadium von *Genarchella genarchella* Travassos, 1928 und die Möglichkeit einer hormonalen Beeinflussung der Parasiten durch ihre Wirthstiere. *Z. Trop. Med. Parasit.*, *7* (2) : 132-153.

102. — Theron (A.), 1975. — Recherches sur les rythmes d'émergence des cercaires de Guadeloupe (parasites de *Biomphalaria glabrata*) et des Pyrénées. Thèse de 3e cycle, Acad. Montpellier : 149 pp. polycopiées.

103. — Thomas (J. D.), 1965. — The anatomy, life history and size allometry of *Mesocoelium monodi* Dollfus, 1929. *J. Zool. Proc. Zool. Soc. London*, *146* : 413-446.

104. — Ulmer (M. J.), 1951. — *Postharmostomum helicis* (Leidy, 1847) Robinson, 1949 (Trematoda), its life history and a revision of the subfamily Brachylaiminae. *Trans. Am. microsc. Soc.*, *70* : 189-238.

105. — Van Cleave (H. J.) & Muller (J. F.), 1932. — Parasites of Oneida Lake fishes. Part II. — Descriptions of new species and some general considerations, especially concerning the Trematode family Heterophyidae. *Roosev. Wildlife Annals*, *3* (2) : 79-137.

106. — Vaucher (C.), 1972. — Chêtotaxie de la cercaire d'*Opisthioglyphe megastomus* Baer, 1943 (Trematoda, Plagiorchiidae). *Rev. Suisse Zool.*, *79* (3) : 1164-1169.

107. — Vercammen-Grandjean (P. H.), 1951. — Sur la chétotaxie de la larve infestante de *S. mansoni*. *Ann. Parasit. hum. comp.*, *26* (5-6) : 412-414.

108. — Vojtkova (L.), 1970. — Entwicklungszyklus der Art *Holostephanus volgensis* (Sudarikov, 1962) Vojtkova, 1966 (Trematoda, Cyathocotylidae). *Folia facultatis scientiarum naturalium universitatis purkynianae brunensis. Biologia*, *11* (8) : 93 pp.

109. — Wagner (A.), 1961. — Papillae on three species of *Schistosoma cercariae*. *J. Parasit.*, *47* : 614-618.

110. — Yamaguti (S.), 1958. — Systema helminthum. I. The Digenetic Trematodes of Vertebrates. Part I + II. Interscience Publishers New-York and London, 1 : 1-1443.

111. — Yamaguti (S.), 1971. — Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates. I et II. Keigaku Publishing Co. Tokyo, 1074 pp.

112. — Yamaguti (S.), 1975. — A synoptical review of life histories of Digenetic Trematodes of Vertebrates. Keigaku Publishing Co. Ltd — Yugaku-Sha Ltd : 590 pp.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 013 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Artbropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Artbropodes).

Bulletin du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux. C.R.B.P.O., 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Etbnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.

Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.

Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Etbnobotanique et d'Ethnozoologie.

Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Objets et Mondes. Laboratoire d'Ethnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.

Revue Algologique. Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

Revue Bryologique et Lichénologique. Laboratoire de Cryptogamie.

Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.

Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Revue de Mycologie. Laboratoire de Cryptogamie.

Source : MNHN, Paris